ИЗСЛѢДОВАНІЯ

НАДЪ

РАЗВИТІЕМЪ ПОЗВОНОЧНЫХЪ ЖИВОТНЫХЪ.

П. И. Митрофанова.

(съ 7 таблицами).



ВАРШАВА.



ТИПОГРАФІЯ ВАРШАВСКАГО УЧЕБНАГО ОКРУГА.
Королевская улица № 13.



1892.

ИЗСЛѢДОВАНІЯ

НАДЪ

АЗВИТІЕМЪ ПОЗВОНОЧНЫХЪ ЖИВОТНЫХЪ.

П. И. Митрофанова.

Происхожденіе нервовъ и закладка боковыхъ органовъ.

(съ 7 таблицами).





ВАРШАВА.

ТИПОГРАФІЯ ВАРШАВСКАГО УЧЕБНАГО ОКРУГА.
Королевская улица № 13.

1892.



Печатано по опредѣленію Совѣта Императорскаго Варшавскаго Университета.

Ректоръ *И. Щелковъ.*



Происхожденіе нервовъ и закладка боковыхъ органовъ.

СОДЕРЖАНІЕ.

ЛИТЕРАТУРА.

1. **Fr. Balfour.** Handbuch der vergleichenden Embryologie, deutsche Uebersetzung von Vetter. 1881.

2. **O. Hertwig.** Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere. 3 Aufl. 1890.

3. **N. Kastschenko.** Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierembryos. Anat. Anzeiger. III. № 16. 1888.

4. **W. His.** Untersuchungen über die erste Anlage d. Wirbelthierleibes. 1868.

5. „ Ueber die Anfänge d. peripher. Nervensystems. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1879

6. **M. Marshall.** The Development of the cranial nerves of the chick. Quart. Journ. of micr. Sc. XVIII. 1878.

7. **J. Beard.** Morphol. Stud. II. Quart. Journ. of micr. Science, 1888. См. также Anat. Anzeiger 1888. № 29 и 30.

8. **Е. Головинъ.** Къ вопросу о развитіи гангліозной системы у позвоночныхъ. Труды С.-Пб. Общ. Естеств. 1890.

9. **М. Гольдбергъ.** Къ исторіи развитія нервныхъ узловъ у цыпленка. Прил. № 3 къ LXII т. Зап. Имп. Акад. Наукъ. 1890.

10. **Fr. Houssay.** Études d'embryologie sur les vertébrés. Arch. de Zool. exper. et géner. 2-ème série; VIII. 1890.

11. **К. Сентъ Илеръ.** Критическій очеркъ и пр. Вѣстникъ Естествозн. 1891. № 1.

12 a. **П. Митрофановъ.** Объ образованіи периферической нервной системы позвоночныхъ. Прот. Отд. біол. Варш. Общ. Ест. III, № 2. 1891.

b. **P. Mitrophanow.** Sur la formation du système nerveux périphérique des Vertébrés. Comptes rendus CXIII, № 19. 1891.

13. **M. v. Lenhossék.** Die Entwickelung der Ganglienanlagen bei dem menschlichen Embryo. Arch. f. Anat. und. Physiol., Anat. Abth. 1891.

14 a. **W. His.** Histogenese und Zusammenhang der Nervenelemente. Asch. für Anat. und Physiol., Anat. Abth. Supp. 1890.

b. „ Zur Geschichte d. mensch. Rückenmarks u. d. Nervenwurzeln Abh. d. Sächs. Ges. d. Wiss. XIII, 1886.

c. „ Die Neuroblasten etc., тамъ же XV, 1889.

15. **van Wijhe.** Ueber Mesodermsegmente und die Entwickelung der Nerven des Selachierkopfes. 1882.

16. **A. Dohrn.** Bemerkungen über den neuesten Versuch einer Lösung des Wirbelthierkopf—Problems. Anat. Anzeiger V, №№ 2 и 3, 1890.

17. „ Studie XV. Mitlh. a. d. Zool. Stat. zu Neapel, IX. 1890.

18. **C. Rabl.** Theorie des Mesoderms. Morph. Jahrbuch XV, 1889.

19. **M. Sagemehl.** Untersuchungen über die Entwickelung der Spinalnerven. Dissert. Dorpat. 1882.

20. **A. E. Shipley.** On some points in the development of Petromyzon fluviatilis. Quart. Journ. of micr. Sc. XXVII, 1887.

21. **W. B. Scott.** Notes on the development of Petromyzon. Journ. of Morphol. I, 1887.

22. **C. Kupfer.** Die Entwicklung von Petromyzon Planeri. Arch. f. mikr Anat. XXXV, 1890.

23. **A. Götte.** Ueber die Entwicklung von Petromyzon fluviatilis. Zoolog. Anzeiger. 1888. № 275.

24. **F. Henneguy.** Recherches sur le développement des poissons osseux. Journ. de l'anat. et de la physiol. comparée. 1888.

25. **В. Заленскій.** Исторія развитія стерляди. Труды Общ. Естеств. при Казанск. Унив. VII. 1878, 1880.
26. **J. Beard.** Nn the early development of Lepidosteus osseus. Proc. of the Roy. Soc XLVI, 1889.
27. **A. Götte.** Die Entwickelungsgeschichte der Unke. Leipzig. 1875.
28. **R. Remak.** Untersuehungen über die Entwicklung der Wirbelthiere.
29. **M. Bedot.** Recherches sur le développement des nerfs spinaux chez les tritons. Recueil zool. suisse. I, 1884.
30. **W. B. Spencer.** Some note on the early development of the Rana temporaria. Quart. Journ. of micr. Sc. XXV, Sup. 1885.
31. **A. Johnson and L. Sheldon.** Note on the development of the Newt. Quart. Journ. of micr. Sc. XXVI, 1886.
32. **O. Schultze.** Die Entwicklung der Keimblätter u. d. Chorda dors. bei Rana fusca. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLVII. 1888.
33. **Ch. Mc Clure.** The Segmentation of the primitive vertebrate brain. Journ. of Morph. IV. 1890.
34. **C. K. Hoffmann.** Zur Ontogenie der Knochenfische. Arch. für mikr. Anat. XXIII. 1884.
35. „ Reptilien Bronn's Class. und Ordn. VI, III Abth. 1890.
36. **M. Duval.** Atlas d'embryologie. 1889.
37. **V. Hensen.** Beobachtungen üb. d. Befrucht. und Entw. des Kaninchens und des Meerschweinchens. Arch. f. Anat und Entwick. I. 1876.
38. **W. His.** Ueber die embryonale Entwicklung der Nervenbahnen. Anat. Anzeiger. III, № 17—18. 1888.
39. **Chiarugi.** Zool. Jahresbericht. 1889. Vert; S. 24. Оригинальная работа не была доступна.
40. **П. Митрофановъ.** О переднемъ головномъ отдѣлѣ периферической нервной системы позвоночныхъ (съ дополненіемъ). Прот. Отд. біол. Варшав. Общ. Естеств. III, № 3, 4 и 5, 1891.
41. **Julia B. Platt.** Further Contribution to the Morphology of the Vertebrate Head. Anat. Anzeiger VI, № 9 u. 10; 1891.
42. **Julia B. Platt.** A Contribution to the Morphology of the Vestebrate Head. Journ. of Morphology, V; 1891.
43. **A. Dohrn.** Studie X. Milth. a. d. Zool. Stat. zu Neapel. VI; 1885.
44. **Froriep.** Zur Enwickelungsgeschite der Kopfnerven. Verh. d. Anat. Ges. a. d. V Vers. in München. 1891.
45. **П. Митрофановъ.** О развитіи и расчлененіи эмбріональной группы тройничнаго нерва. Прот. Отд. біол. Варш. Общ. Ест. III, № 4 и 5, 1891.
46. **Killian.** Zur Metamerie des Selachierkopfs. Verh. d. Anat. Gesellsch. a. d. V Vers. in München, 1891.
47. **Fr. Balfour.** A monograph on the Development of Elasmobranch Fisches. 1878.
48. **П. Митрофановъ.** О развитіи нервовъ боковыхъ органовъ у Selachii. Прот. Отд. біол. Варш. Общ. Ест. II. № 6, 1890.
49. **П. Митрофановъ.** Къ вопросу о периферическихъ нервныхъ окончаніяхъ. 1887.
50. „ Развитіе двительныхъ нервныхъ окончаній. 1888.
51. „ Объ орган. шестаго чувства у амфибій. Варш. Ун. Изв. 1888.
52. „ О природѣ периферическихъ нервныхъ окончаній. 1888.
53. **W. His.** Die Formentwickelung des menschlichen Vorderhirns. Abh. der Sächs Gesellsch. der Wiss. XV, 1889.
54. **C. Gegenbaur.** Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. III. Hf. 1872.

55. **A. Froriep.** Ueber das Homologon der Chorda tympani bei niederen Wirbelthieren. Anat. Anzeiger. II, 1887.

56 a. **П. Митрофановъ.** О первичной закладкѣ боковыхъ органовъ у поперечноротыхъ рыбъ. Варш. Унив. Изв. 1889.

b. **П. Митрофановъ.** О первоначальномъ развитіи органа слуха у низшихъ позвоночныхъ. Прот. Отд. біол. Варш. Общ. Ест. I, № 4. 1889.

57. **G. Gegenbaur.** Die Metamerie des Kopfes etc. Morph. Jahrbuch. XIII, 1887.

58. **A. Froriep.** Ueber ein Ganglion des Hypoglossus etc. Arch. für Anat. u. Phys. Anat. Abth. 1882.

59. **A. Ostroumoff.** Ueber die Froriep'schen Ganglien bei Selachiern. Zool. Anzeiger. № 311, 1889.

60. **J. Beard.** The System of Branchial Sense Organs. Quart. Journ. of micr. Sc. XXVI, 1885.

61. **P Mitrophanow.** Die Nervenendigungen im Epithel etc. Zool. Anzeiger, № 231, 1886.

62. **R. Wiedersheim.** Lehrbuch der vergleichenden Anat. der Wirbelthiere. 2 Aufl. 1886.

63. **A. Dohrn.** Studie XVI. Mitth. a. d. Zool. Stat. zu Neapel, X. 1891.

64. **C. Kupfer.** Ueber die Entwickelung von Petromyzon Planeri. Sitzungsberichte d. math -phys. Cl. d. k. b. Akad. der Wiss. in München. 1888.

65. **A. Dohrn.** Studie XIII. Mitth. a. d. Zool. Stat. zu Neapel, VIII. 1888.

66. **Ph. Owsjannikow.** Zur Entwickelungsgeschichte des Flussneunauges. Mél. biol. de l'Acad. de St. Pétersbourg. t. XIII. 1888.

67. **П. Митрофановъ.** О начальномъ развитіи органовъ чувствъ у Cyclostomi. Прот. Отд. біол. Варш. Общ. Ест. II. № 4, 1890.

68. **C. von Kupfer.** Die Entwickelung der Kopfnerven der Vertebraten. Ergänzungsheft zum VI Jahrg. d. Anat. Anzeigers. 1891.

69. **C. Semper.** Das Uragenital System der Plagiostomen etc. Arbeiten a. d. Zool.-Zoot. Institut in Würzburg. II, 1875.

70. **J. Beard.** On the segmental sense organs of the lateral line etc. Zool. Anzeiger. №№ 161—162. 1884.

71. **J. Beard.** On the cranial ganglia etc. Zool. Anzeiger № 192, 1885.

72. **A. Dohrn.** Studie XVII. Mitth. a. d. Zool. Stat. zu Neapel. X. 1891.

73. **Fr. Merkel.** Ueber die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere. 1880.

74. **S. Garman.** On the lateral Canalsystem of the Selachia and Holocephala. Bull. of the Museum of Comp. Zoology at Harvard College, XVII, 1888.

75. **A. Götte.** Ueber die Entwicklung d. Centralnervensystems der Teleostier. Arch. f. mikr. Anat. XV, 1878.

76. **H. Wilson.** The embryology of the Sea Bass. Bull. of Un. States Fisch Commission, IX, 1889.

77. **E. Ph. Allis.** The anatomy and development of the lateral line system in Amia calva. Journ. of Morph. II, 1888.

78. **П. Митрофановъ.** О метамерномъ значеніи боковыхъ органовъ позвоночныхъ. VIII съѣздъ русск. естеств. 6. 1890.

79. Sur la signification métamérique des organes lateraux chez les Vertébrés, par **P. Mitrophanow.** Analyse et critique par **F. Houssay.** Arch. de Zool. expér. 2 sér. IX.

80. **M. Lenhossék.** Ursprung, Verlauf und Endigung der sensibeln Nervenfasern bei Lumbricus. Arch. f. m. An. XXXIX, 1892.



ПРЕДИСЛОВІЕ.

Въ вопросѣ о генезисѣ позвоночныхъ животныхъ изученіе развитія нервной системы и органовъ чувствъ получило большое значеніе. Сочиненіями, появившимися по этому предмету въ послѣднія пять, шесть лѣтъ, вызвано настоящее изслѣдованіе. Сначала имѣлось въ виду только развитіе органовъ чувствъ боковой линіи, но затѣмъ по естественному ходу работы въ составъ ея вошло и развитіе нервовъ. Пріемъ, употребленный для изученія этого послѣдняго вопроса, вызвалъ расчлененіе его на два отдѣла; изъ нихъ одинъ обнимаетъ подготовительные процессы, изложеніе которыхъ и составило первую часть нашего изслѣдованія; въ другомъ—въ послѣдовательномъ порядкѣ разсмотрѣны группы черепныхъ нервовъ, какъ въ начальномъ ихъ появленіи, такъ и въ послѣдующемъ развитіи. Таково содержаніе второй части этой работы.

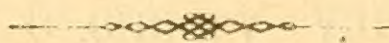
Предварительное изученіе развитія периферической нервной системы даетъ оцѣнку ученію о метамерномъ значеніи черепныхъ нервовъ и указываетъ на отношеніе нервовъ къ эпидермическимъ образованіямъ. Выводы, полученные нами здѣсь, приближаются къ раньше и независимо сдѣланнымъ заключеніямъ изъ развитія органовъ боковой линіи, которое составляетъ содержаніе третьей части сочиненія.

*
*   *

Главный матеріалъ (Selachii), на которомъ произведено изслѣдованіе, вывезенъ мною и полученъ позже изъ Зоологической лабораторіи Роскова, благодаря любезности директора ея, Лаказъ-Дютье. Сохраненіе его и способъ пользованія имъ описанъ мною прежде (56, а; стр. 3). Часть матеріала выписана съ Неаполитанской зоологической станціи, (Selachii, Cyclostomi); часть заготовлялась на мѣстѣ (Amphibia, Teleostei).

Лучшимъ реактивомъ для консервированія изученныхъ мною стадій оказывается смѣсь слабаго раствора хромовой кислоты съ уксусной. Для окраски предпочтительнѣе гематоксилинъ, для болѣе крупныхъ эмбріоновъ—съ дополнительнымъ докрашиваніемъ магдалой (Magdalaroth). Успѣхъ полученія хорошихъ серій разрѣзовъ—постепенность манипуляціи, тщательное удаленіе изъ объэкта воды абсолютнымъ алкоголемъ передъ переведеніемъ въ параффинъ и продолжительное (нѣсколько дней) пребываніе крупнаго объэкта въ растворѣ параффина въ ксилолѣ или толуолѣ при температурѣ около 40° С въ термостатѣ.

Всѣ рисунки сдѣланы съ camera lucida, и таблицы II—V вполнѣ передаютъ характеръ препаратовъ. Нѣкоторыя подробности въ изображеніяхъ цѣльныхъ эмбріоновъ на таблицахъ I и VII нанесены послѣ изученія ихъ въ разрѣзахъ.



ЧАСТЬ ПЕРВАЯ.

Первое появленіе и начальная дифференцировка периферической нервной системы позвоночныхъ.

Разрѣшеніе задачи развитія периферической нервной системы представляетъ большія трудности. Вопросъ этотъ имѣетъ глубокій теоретическій интересъ, и литература его въ настоящее время является крайне обширной. Не разъ уже дѣлался историческій обзоръ этой литературы и въ иностранныхъ, и въ русскихъ работахъ, а потому возвращаться къ нему было бы излишнимъ. Если мы и остановимся немного на этомъ пунктѣ, то лишь въ видахъ общей характеристики тѣхъ пріемовъ, съ которыми тотъ или другой изслѣдователь подходилъ къ рѣшенію затронутаго вопроса, съ большею подробностію имѣя въ виду коснуться работъ самаго послѣдняго времени.

Со времени первыхъ изслѣдователей развитія периферической нервной системы вопросъ этотъ, представлявшійся сначала сравнительно простымъ и близкимъ къ рѣшенію въ томъ случаѣ, если бы былъ опредѣленъ общій источникъ происхожденія периферической нервной системы, въ послѣднее время осложнился въ томъ смыслѣ, что приходится рѣшать въ отдѣльности происхожденіе составныхъ частей ея: нервныхъ корешковъ, гангліевъ, периферическихъ вѣтвей. Однако, многіе изъ изслѣдователей, даже послѣдняго вре-

мени склонны, по прежнему соединять эти задачи, что естественно приводило ихъ къ смѣшенію фактовъ разнородныхъ и удаляло отъ истиннаго представленія.

Въ моемъ изслѣдованіи вопросъ этотъ не составлялъ первоначальной и главной задачи, тѣмъ не менѣе отдѣльные факты, въ разное время мною подмѣченные, даютъ мнѣ право высказать по этому предмету свое мнѣніе, которое, опираясь на данныя гистогенеза нервной системы, полагается въ основу изложенія слѣдующихъ главъ.

Положеніе Бальфура (1; Bd. II; S. 398): *всѣ нервы суть выросты центральной нервной системы*, установило совершенно опредѣленную точку зрѣнія на этотъ предметъ. Для двигательныхъ (переднихъ) корешковъ спинныхъ нервовъ и нѣкоторыхъ изъ черепныхъ нервовъ положеніе это осталось имѣющимъ силу до сихъ поръ. Что же касается спинныхъ корешковъ съ ихъ узлами и большей части черепныхъ нервовъ, то для нихъ вопросъ долженъ быть поставленъ иначе. Бальфуръ, а вмѣстѣ съ нимъ и цѣлый рядъ другихъ изслѣдователей, приняли за основу развитія чувствительныхъ нервовъ (съ всѣми ихъ составными частями) тѣ процессы, которые наблюдаются при образованіи спинныхъ корешковъ и ихъ узловъ. Съ чисто описательной точки зрѣнія это являлось удобнымъ, такъ какъ знаніе этихъ процессовъ облегчало пониманіе болѣе сложныхъ и запутанныхъ явленій, наблюдаемыхъ при развитіи черепныхъ нервовъ. Но въ видахъ представленія послѣдовательности развитія периферической нервной системы такой пріемъ является искусственнымъ и ставящимъ дѣло въ нѣсколько ложномъ освѣщеніи, такъ какъ образованіе спинныхъ нервовъ наблюдается позже головныхъ и способъ ихъ развитія составляетъ непосредственное продолженіе и видоизмѣненіе тѣхъ явленій, которыя предшествуютъ образованію отдѣльныхъ черепныхъ нервовъ.

Другіе изслѣдователи отождествляли съ развитіемъ нервовъ образованіе нервныхъ узловъ и даже появленіе общаго зачатка периферической нервной системы.

Изъ сказаннаго ясно, что для болѣе близкаго къ дѣйстви-

тельности представленія въ разбираемомъ вопросѣ важно установить естественную послѣдовательность въ изложеніи наблюдаемыхъ при образованіи периферической нервной системы фактовъ.

Послѣдовательность эта должна быть представлена, какъ мнѣ кажется, нижеслѣдующимъ образомъ:

1) Процессы, характеризующіе замыканіе и конечное обособленіе отъ эктодерма нервной трубки.

2) Начальная дифференцировка общаго зачатка периферической нервной системы по спинному шву нервной трубки.

3) Образованіе эмбріональныхъ нервныхъ группъ и ихъ расчлененіе.

4) Образованіе нервныхъ узловъ, развитіе нервныхъ корней и периферическихъ нервныхъ вѣтвей.

Такое расчлененіе вопроса существенно важно въ томъ отношеніи, что при немъ совершенно ясно должна рѣшиться вызванная работами послѣдняго времени альтернатива: происходитъ ли вся нервная система, центральная и периферическая, изъ одного, въ раннiй періодъ эмбріональнаго развитія обособляющагося зачатка, или же нѣкоторые отдѣлы ея, какъ напримѣръ, отдѣльные гангліи, возникаютъ впослѣдствіи изъ эктодерма, независимо отъ общаго зачатка. (О мезодермическомъ происхожденіи периферической нервной системы, даже симпатической, послѣ изслѣдованій Бальфура и Оноди, въ настоящее время говорить уже нѣтъ основаній). Въ такой постановкѣ затронутый нами вопросъ получаетъ общій эмбріологическій интересъ, такъ какъ онъ, затрагивая основные законы развитія, имѣетъ въ виду опредѣлить характеръ дифференцировки эктодерма. Послѣдній несетъ въ себѣ матеріалъ для образованія нервной системы, воспринимающихъ частей органовъ чувствъ и покрововъ съ ихъ производными, и для теоретическихъ соображеній очень важно рѣшить, находится ли въ зависимости дальнѣйшее развитіе поименованныхъ системъ отъ расчлененія эктодерма на первичные общіе зачатки, или же онъ во все время эмбріональнаго развитія

сохраняетъ во всей своей массѣ способность производить элементы той или другой изъ указаныхъ системъ органовъ.

Ставя такимъ образомъ вопросъ о развитіи периферической нервной системы, мы имѣемъ тѣмъ не менѣе въ виду прежде всего тѣ ея отдѣлы, которые стоятъ въ прямомъ отношеніи къ первичнымъ органамъ чувствъ. Общая постановка вопроса здѣсь нужна для установленія исходной точки зрѣнія для болѣе яснаго представленія въ области, болѣе насъ интересующей. Въ виду этого наше изложеніе здѣсь будетъ относиться почти исключительно къ *Ichthyopsida* и главнымъ образомъ къ центральной группѣ нашего изслѣдованія, къ *Selachii.*

Относительно ихъ мы имѣемъ уже солидное основаніе въ изслѣдованіяхъ Ванъ Вейе (15), и Дорна (17); здѣсь проще, чѣмъ гдѣ либо, начальные процессы; сюда относятся главнымъ образомъ и наши собственныя наблюденія. Оставляя въ сторонѣ разсмотрѣніе вопроса по отдѣльнымъ группамъ, которое оказалось бы при этомъ крайне неравномѣрнымъ, мы воспользуемся теперь въ изложеніи другимъ пріемомъ, имѣя въ виду всю группу *Ichthyopsida*, а изъ литературныхъ источниковъ остановимся лишь на тѣхъ, которые стоятъ въ ближайшемъ отношеніи къ тому или другому моменту изъ вышеприведенной послѣдовательности развитія периферической нервной системы. Фактовъ, касающихся нѣкоторыхъ изъ этихъ вопросовъ, въ литературѣ большой запасъ; для выясненія положенія вещей важны лишь соотвѣтствующія ихъ группировка и освѣщеніе. Но въ нѣкоторыхъ случаяхъ необходимы дополненія и переработка на различныхъ представителяхъ животнаго царства. Особеннаго вниманія въ этомъ отношеніи заслуживаютъ факты, сообщенные Купферомъ (22) касательно развитія гангліевъ у миноги.

I.

Замыканіе нервной трубки и обособленіе ея отъ эктодерма.

Въ данномъ случаѣ мы имѣемъ въ виду преимущественно селахіи и амфибіи. Послѣ образованія нервной пластинки

и отграничивающихъ её отъ эпибласта нервныхъ валиковъ, происходитъ нервная борозда, края которой, сближаясь другъ съ другомъ и придя въ соприкосновеніе, начинаютъ срастаться, образуя такимъ образомъ нервную трубку. Этотъ процессъ имѣетъ мѣсто впервые въ области позже появляющагося средняго мозга и постепенно продолжается назадъ и впередъ. Такъ приблизительно представленъ онъ въ послѣднемъ изданіи учебника О. Гертвига (2; S. 349).

Относительно селахій въ послѣднее время Кащенко (3; S. 455) даетъ указаніе, что замыканіе мозговой бороздки происходитъ одновременно на большей части ея протяженія. Болѣе долго остаются открытыми область задняго мозга, передній конецъ мозговой трубки, область средняго мозга и задній конецъ нервной трубки.

Такое представленіе лишь отчасти соотвѣтствуетъ моимъ препаратамъ, согласно которымъ (*Raja sp?*) края нервной борозды и сходятся, и сростаются прежде всего въ области задняго мозга и тотчасъ затѣмъ въ области спиннаго, почти на всемъ протяженіи. Какъ видно изъ рисунковъ (Табл. VII. *fig. 24* и Табл. II. *fig. 5—7*), нервная трубка еще открыта въ области средняго мозга (Табл. II, *fig. 5*; *b*, *d*), тогда какъ уже вполнѣ замкнута въ области задняго, гдѣ, какъ слѣдъ замыканія, надъ нервной трубкой въ эпидермѣ наблюдается складка — спинной шовъ. На разрѣзахъ предъидущихъ (отъ спины) и послѣдующихъ этотъ шовъ виденъ уже съ обоихъ концовъ разрѣза мозга, т. е. и въ области средняго и передняго мозга; такъ что передній нейропоръ имѣетъ крайне незначительное протяженіе: на *fig. 6*, Табл. II, нервная трубка спереди оказывается уже вполнѣ замкнутой. Въ заднемъ мозгу на уровнѣ разрѣза, представленнаго на этой фигурѣ, слѣдъ сростанія слегка замѣтенъ, на слѣдующихъ разрѣзахъ онъ сохраняется также; на уровнѣ разрѣза, изображеннаго на *fig.* 7, Табл. II, онъ пропадаетъ, чтобы немного позади появиться вновь. Въ заднемъ концѣ эмбріона онъ замкнутъ вполнѣ. Такимъ образомъ ясно, что сростаніе впервые произошло на уровнѣ задняго мозга (между *fig. 5—7*,

Табл. VII), непосредственно распространилось назадъ, а затѣмъ и впередъ. Спереди закрытіе нервной трубки идетъ очевидно самостоятельно. У эмбріона *Rajae clavatae* въ 3,75 mm. длиной, на 10-й день развитія, нервная трубка замкнута на всемъ протяженіи. Лишь на переднемъ и заднемъ концахъ остаются отверстія, сообщающія её съ наружной средой.

Что касается тѣхъ гистологическихъ измѣненій, которыя претерпѣваютъ края замыкающейся нервной трубки, то указанія на нихъ мы найдемъ въ изслѣдованіяхъ, гдѣ авторы стремились доказать существованіе зачатка периферической нервной системы раньше полнаго обособленія центральной.

Прежде всего здѣсь долженъ быть названъ Гисъ (4,5), описавшій между мозговой пластинкой и эпибластомъ такъ называемый *Zwischenstrang*. Предъ закрытіемъ нервной трубки образуется особая борозда — *Zwischenfurche*, лежащая непосредственно по краю мозговой пластинки и по замыканіи нервной трубки превращающаяся въ сплошной шнуръ.

Маршаллъ (6) подмѣтилъ при замыканіи нервной трубки дифференцировку краевъ ея, которую онъ связалъ съ образованіемъ зачатка периферической нервной системы.

Въ недавнее время особое вниманіе на эту дифференцировку обратилъ Бирдъ (8). Его изслѣдованіе для насъ тѣмъ больше должно быть интересно, что оно касается въ значительной степени селахій. По наружной границѣ нервной пластинки дифференцируются, по нему, изъ нижняго слоя эпибласта зачатки ганглієвъ. При замыканіи нервной трубки сростаются сначала края эпибласта, и отъ послѣдняго обособляется ганглiозный зачатокъ. Послѣдній занимаетъ при этомъ пространство между верхними краями незамкнувшейся еще нервной трубки. Вскорѣ однакожъ зачатки ганглiевъ отсюда выростаютъ и нервная трубка замыкается.

Во всѣхъ названныхъ изслѣдованіяхъ такимъ образомъ края нервной пластинки или, лучше сказать, мѣста перехода ея въ эпибластъ разсматриваются какъ самостоятельныя образованія. Въ этомъ же смыслѣ разсматриваетъ ихъ и Головинъ (8) у цыпленка. Онъ пытается показать разницу гисто-

логическаго строенія и происхожденія элементовъ зачатка ганглiозной системы и мозговой трубки и высказывается за родство его съ окружающей эктодермой. „По мѣрѣ сближенія краевъ мозговой трубки (l. c. стр. 12) ганглiозные валики примыкаютъ другъ къ другу и представляютъ собой, такимъ образомъ, начало ганглiознаго пласта. Центральныя ихъ части сливаются и образуютъ трехугольную массу, внѣдряющуюся вершиной между краями мозговой трубки. Такимъ образомъ, замыканіе мозговой трубки въ этихъ стадіяхъ представляется лишь кажущимся, и на хорошемъ препаратѣ, при сильномъ увеличеніи, можно всегда наблюдать ясный раздѣлъ между ганглiознымъ зачаткомъ и мозговой трубкой. Эти части ганглiознаго пласта представляютъ собой начало спинной комиссуры, являющейся вопреки мнѣнію Бальфура и др. образованіемъ, совершенно независимымъ отъ центральной нервной системы“.

Изъ этого отрывка достаточно ясно, что Головинъ опирается въ сущности на тѣ же соображенія, которыя руководили въ свое время Гиса и въ особенности Бирда, съ которымъ относительно обособленія и положенія ганглiознаго пласта онъ находится въ положительномъ согласіи.

Гольдбергъ (9), преслѣдовавшій въ сущности ту же задачу, что и Головинъ, не придаетъ значенія самому процессу замыканія нервной трубки, а начинаетъ свое описаніе уже съ тѣхъ моментовъ, когда мозговой желобокъ закрывается въ трубку. Все, что мы можемъ найти у него относительно этого процесса, заключается въ томъ, что на поперечныхъ разрѣзахъ, взятыхъ изъ области шеи, мы видимъ съ спинной стороны мозговой трубки, между нею и эктодермой, массу разшатанныхъ и бо́льшихъ величиною клѣтокъ сравнительно съ другими, близъ лежащими элементами. Эта масса клѣтокъ верхней своей частью связана съ эктодермой, а нижней — съ мозговой трубкой, закрывая входъ въ нее тамъ, гдѣ она не совсѣмъ еще закрыта; тамъ-же, гдѣ мозговая трубка закрыта окончательно, промежуточная клѣточная масса связана съ ней по средней ея линіи со спинной стороны, гдѣ раньше былъ

шовъ. На основаніи развитыхъ имъ затѣмъ соображеній, Гольдбергъ несомнѣннымъ считаетъ:

1) что промежуточная клѣточная масса есть продуктъ эктодермы; 2) что связь ея съ мозговой трубкой — вторичная; 3) что это промежуточная масса есть зачатокъ периферическихъ нервныхъ узловъ.

Гуссе (10) относительно аксолотля даетъ указаніе, что на краяхъ замыкающейся нервной трубки нейроэпителій (нижній слой эпибласта), отдѣляясь отъ наружнаго слоя эпибласта, образуетъ клѣточныя полоски, которыя, соединившись другъ съ другомъ надъ нервной трубкой, даютъ нервную полоску (l. c. fig. 34; d, p), согласно описанію Бирда. Въ спинной области процессъ этотъ нѣсколько затемняется тѣмъ, что нейроэпителій отчасти слѣдуетъ за краями замыкающейся нервной трубки внутрь ея (l. c. fig. 40).

К. Сентъ-Илеръ (11) въ нервной пластинкѣ цыпленка различаетъ три части, первоначально слитыя. Средняя — будущая мозговая трубка, и двѣ боковыхъ — зачатки спинныхъ нервовъ. Послѣдніе послѣ закрытія нервной трубки (истиннаго или кажущагося l. c. стр. 24) сливаются по срединной линіи, образуя подъ ней непрерывный нервный валикъ. Далѣе онъ указываетъ, что граница между мозговой трубкой и нервнымъ валикомъ не ясна; обстоятельство, которое, по его мнѣнію, многихъ вводило въ заблужденіе относительно происхожденія нервовъ. Критикуя Головина, онъ утверждаетъ: „никогда нельзя найти рѣзной границы между мозговой трубкой (до ея закрытія) и эпибластомъ" (11; стр. 25).

Такимъ образомъ и Головинъ, и Гуссе, и Сентъ-Илеръ съ разныхъ точекъ зрѣнія толковали о тѣхъ же явленіяхъ, которыя раньше были подмѣчены Гисомъ и болѣе рельефно представленъ Бирдомъ.

Явленія эти состоятъ въ сущности въ томъ, что края нервной пластинки, замыкающейся въ нервную трубку, представляя переходъ отъ нея къ эпибласту, имѣютъ структуру немного отличную и отъ той, и отъ другого; тѣмъ не менѣе одни изъ названныхъ авторовъ (Гуссе, Бирдъ и др.) склонны

считать ихъ принадлежащими исключительно къ эпибласту, Сентъ-Илеръ относитъ ихъ къ зачатку нервной системы, а по Маршаллу *neural ridge* возникаетъ въ углу между эпибластомъ и нервной трубкой независимо отъ нихъ. Очевидно, что въ этихъ толкованіяхъ есть нѣкоторый произволъ, вытекающій изъ предвзятыхъ идей. Особенность структуры упомянутыхъ краевъ вытекаетъ изъ того, что при замыканіи нервной трубки гистологическій процессъ идетъ рядомъ съ морфологическимъ.

Въ началѣ обособленія нервной пластинки края ея постепенно переходятъ въ эпибластъ, который въ пограничныхъ съ нею мѣстахъ оказывается утолщеннымъ. При образованіи нервной борозды и затѣмъ нервной трубки элементы ея принимаютъ мало по малу спеціальный гистологическій характеръ; равнымъ образомъ и клѣтки настоящаго эпибласта претерпѣваютъ соотвѣтствующія и для него характерныя измѣненія; элементы же на границѣ нервной пластинки и эпибласта, находясь подъ вліяніемъ двухъ факторовъ: обособленія эпибласта и гистогенеза нервной пластинки, должны естественно получить особый характеръ, который и выражается въ неправильности ихъ формы и расположенія. Послѣднее обстоятельство находится также въ зависимости и отъ механическихъ чисто условій: въ этомъ мѣстѣ, имѣющемъ обыкновенно (цыпленокъ) значительную толщину, происходитъ вслѣдствіе образованія нервной трубки крутой загибъ. Находясь помимо того подъ вліяніемъ роста, какъ нервной трубки, такъ и всего эмбріона, клѣтки въ области этого загиба подвержены крайней измѣнчивости и въ формѣ, и въ расположеніи. Большинство работъ касательно разбираемаго вопроса сдѣланы надъ цыпленкомъ, т. е. надъ объэктомъ, гдѣ начальныя отношенія являются во многихъ отношеніяхъ нарушенными: одинъ эмбріональный процессъ можетъ быть здѣсь еще не окончень, какъ одновременно съ нимъ наступаетъ другой. Мнѣ кажется, что это можетъ быть примѣнено и къ развитію периферической нервной системы: не успѣло закончиться замыканіе нервной трубки, какъ на мѣстѣ замыканія наступаетъ

уже дальнѣйшая дифференцировка. Изученіе селахіи даетъ основаніе къ такому заключенію.

Мною изучены были въ этомъ отношеніи эмбріоны *Rajae sp?.* Въ стадію F (Бальфуръ) края нервной борозды въ головномъ отдѣлѣ уже близки другъ къ другу, но еще не срослись. Стѣнка будущей нервной трубки въ нѣсколько разъ превышаетъ толщиною эпибластъ, слегка утолщенный по нервному валику. Разрѣзы чрезъ головную область въ общемъ напоминаютъ рисунки Бирда (7; Pl. XVI, fig. 6, 7, 11, 12, 16). Лишь въ самой передней части, гдѣ разрѣзы, перпендикулярные къ продольной оси эмбріона въ спинной области, прошли косо, т. е. подъ угломъ къ загнутымъ впередъ краямъ нервной борозды, можно наблюдать *мѣстами*, на отдѣльныхъ разрѣзахъ, нѣчто, напоминающее гангліозный зачатокъ Бирда. Я смотрю на него, какъ на искусственное образованіе, представляющее косо разрѣзанную внутреннюю стѣнку нервнаго валика. Далѣе назадъ этотъ валикъ ни мало не выдѣляется и составляетъ какъ разъ то, что можно вообразить себѣ на изгибѣ, представляющемъ постепенный переходъ между двумя образованіями различной толщины. Въ задней части головной области, гдѣ раньше всего происходитъ замыканіе нервной трубки, края нервной бороздки сближены; нервная трубка приняла уже свойственное ей очертаніе въ поперечномъ разрѣзѣ; загибъ между эктодермомъ и ею выраженъ рѣзко, и щель въ пространствѣ между ними очень узка. При такомъ положеніи весь наружный покровъ представляетъ, уже ясный и по гистологической природѣ своихъ элементовъ, собственно эпибластъ; равнымъ образомъ и стѣнки нервной трубки имѣютъ почти однородную структуру вплоть до загиба; и лишь въ этомъ мѣстѣ по внутреннему краю щели, ведущей въ нервную борозду, наблюдаются переходные элементы въ крайне ограниченномъ количествѣ. Какіе изъ нихъ принадлежатъ эпибласту, какіе нервной системѣ,—сказать въ этотъ моментъ невозможно. Далѣе назадъ края нервной борозды (или незамкнутой нервной трубки) расходятся, но опредѣлившаяся уже разница между эпибластомъ и зачаткомъ нервной систе-

мы съ крайне узкой переходной территоріей наблюдается совершенно ясно. Никакого, мало мальски обособленнаго переходнаго образованія между ними не наблюдается. (Табл. VII, *fig. 1, 23*). И чѣмъ дальше назадъ, тѣмъ рѣзче граница между эпибластомъ и мозговой пластинкой, какъ это въ сущности и можно видѣть на рисункахъ Бирда (7; Pl. XVI, fig. 2, 5, 8). Края мозговой пластинки немного приподымаются и тѣмъ рѣзче очерчиваютъ нервный валикъ, который поровну съ каждой стороны состоитъ изъ эпибласта и нервнаго зачатка.

Изъ только что приведеннаго описанія ясно, что до замыканія нервной трубки никакой спеціальной дифференцировки по краю мозговой пластинки не наблюдается. Обратимся теперь къ гистологическимъ подробностямъ самаго замыканія нервной трубки или, лучше сказать, сростанія краевъ мозговой пластинки.

Процессъ этотъ я наблюдалъ у *Raja sp?* пятнадцатидневнаго возраста. (Табл. VII, *fig. 24;* Табл. II, *fig. 5—7*). На разрѣзахъ, взятыхъ выше представленнаго на *fig. 5*, Табл. II, нервная трубка уже замкнута, но спинной швъ выраженъ очень рѣзко: эктодермъ обѣихъ сторонъ, сходясь по срединной линіи, представляетъ здѣсь продольную борозду, на днѣ которой элементы еще не вполнѣ срослись. Мозговая трубка, только что обособившаяся, тѣсно прилегаетъ ко дну этой борозды, но по характеру клѣточныхъ элементовъ ничего общаго съ ней не имѣетъ. Бока борозды, сравнительно съ эктодермомъ, мѣстами немного утолщены, но обладаютъ тождественнымъ съ нимъ гистологическимъ характеромъ. Тогда какъ элементы мозговой трубки разбросаны безъ особаго порядка и обладаютъ ядрами болѣе крупными и свѣтлыми, элементы эктодерма стоятъ плотнымъ рядомъ и снабжены ядрами, болѣе темно окрашивающимися и расположенными на одной высотѣ.

Переходя отъ ближайшихъ къ спинѣ разрѣзовъ къ изображенному на *fig. 5*, Табл. II, на переднемъ концѣ ихъ можно прослѣдить постепенность перехода отъ замкнутаго шва къ открытой еще щели нейропора, т. е. самый процессъ замыканія спиннаго шва. Эктодермъ при этомъ представляетъ изоб-

раженный выше желобъ; при переходѣ въ щель парно расположенные и постепенно въ размѣрахъ уменьшающіеся элементы его стѣнокъ по срединной линіи лишь соприкасаются, такъ что узкую щель между ними можно прослѣдить до просвѣта мозговой трубки. (Табл. VII, *fig. 3*). Продолженіе стѣнокъ желоба такимъ образомъ клинообразно вдается между сходящимися краями нервной трубки. У самаго просвѣта элементы этой послѣдней сходятся впервые; по верхнему же краю ея между ними вдается упомянутый клинъ. При дальнѣйшемъ развитіи, начавшееся извнутри (отъ полости мозговой трубки) сростаніе нервныхъ элементовъ вытѣсняетъ мало-помалу этотъ клинъ кверху; нижніе его элементы, бывшіе промежуточными между эктодермомъ и нервной трубкой, понемногу исчезаютъ, такъ какъ замѣтно, что и ядра ихъ, и тѣла дѣлаются меньше, и между эктодермомъ и нервной трубкой устанавливается описанная выше гистологическая разница. Въ области нейропора отношенія остаются такими же, какія наблюдаются вообще при незамкнутой нервной трубкѣ. На переднемъ краю нейропора сростаніе происходитъ безъ только что представленной послѣдовательности, такъ какъ, въ то время какъ на предъидущемъ разрѣзѣ видна еще ясная щель, подобная изображенной при *b* и *d* на *fig. 5*, Табл. II, на послѣдующемъ уже видны отношенія, представленныя при *e* на *fig. 6* той же таблицы.

На заднихъ концахъ вышеописанныхъ разрѣзовъ первоначально замѣчаются тѣ же гистологическія отношенія, что и вблизи нейропора, т. е. рѣзкая разница между эпидермическими и нервными элементами; упомянутый выше желобъ и нервная трубка уже не такъ тѣсно прилегаютъ другъ къ другу. Элементы послѣдней лежатъ рыхло, и въ этомъ можно усмотрѣть ту дифференцировку, которая ведетъ къ развитію периферической нервной системы (Табл. VII, *fig. 2*); замѣчается она однакожъ на весьма ничтожномъ протяженіи, такъ какъ на *fig. 5*, Табл. II, ея уже не видно. На послѣдующихъ разрѣзахъ, въ предѣлахъ будущаго задняго мозга, желобъ дѣлается снаружи ничтожнымъ, но стѣнки его клинообразно

вдаются въ мозговую трубку, и въ общемъ здѣсь наблюдается то же, что и спереди, т. е. постепенное сростаніе мозговой трубки извнутри и вытѣсненіе эпидермическаго клина наружу (*fig. 6*, Табл. II). На четырехъ, пяти разрѣзахъ, ближайшихъ къ представленному на *fig.* 7, Табл. II, это вытѣсненіе уже настолько совершилось, что края трубки являются почти однородными по всей периферіи, а мѣсто сростанія надъ ней эпидерма обозначается парно утолщеннымъ эпидермическимъ образованіемъ, *спиннымъ швомъ*. Далѣе назадъ оно снова принимаетъ характеръ неглубокаго желоба, стѣнки котораго клинообразно вдаются въ нервную трубку, и здѣсь швовъ сростанія снова становится болѣе яснымъ. Это продолжается впрочемъ лишь на немногихъ разрѣзахъ, за которыми отношенія между эпидермомъ и нервной трубкой наступаютъ тѣ же, что и въ области задняго мозга. Въ хвостовомъ концѣ спиннаго мозга нервная трубка замкнута вполнѣ, и спинной шовъ является въ видѣ однороднаго непарнаго эпидермическаго утолщенія. На изученныхъ мною пока препаратахъ я не могъ съ полной достовѣрностью рѣшить, идетъ ли въ спинномъ мозгу сростаніе эпидермическаго шва постепенно, исходя изъ задняго мозга, или же оно совершается въ нѣсколькихъ пунктахъ одновременно.

Нѣкоторая неравномѣрность спиннаго шва, выражающаяся въ томъ, что на однихъ разрѣзахъ онъ шире, на другихъ выраженъ слабѣе, говоритъ отчасти въ пользу послѣдняго предположенія. Если примемъ во вниманіе, что и сама нервная трубка въ моментъ заростанія спиннаго шва не совсѣмъ однородна, а несетъ признаки чередующихся перехватовъ и расширеній, то предположеніе это пріобрѣтаетъ нѣкоторую вѣроятность. Во всякомъ случаѣ, общая картина закрытія мозговой пластинки и обособленія нервной трубки изъ изученныхъ выше препаратовъ мнѣ представляется слѣдующимъ образомъ (12; стр. 3):

1. Схожденіе краевъ мозговой пластинки впервые совершается въ области средняго и задняго мозга; здѣсь же впервые происходитъ сростаніе спиннаго шва и обособленіе нервной трубки отъ эпидерма.

2. Послѣдній процессъ происходитъ такъ: *a*) гистологически обособленный эпидермъ сходится съ обѣихъ сторонъ по срединной спинной линіи и, углубляясь немного, образуетъ родъ желоба, стѣнки котораго клинообразно вдаются въ нервную трубку; *b*) стѣнки этой послѣдней, почти однородныя по всей периферіи, сходятся сначала извнутри и, сростаясь постепенно къ периферіи, вытѣсняютъ мало по малу вышепомянутый эпидермическій желобъ (на разрѣзѣ—клинъ); *c*) когда это вытѣсненіе закончено, нервная трубка обособляется вполнѣ, а изъ эпидермическаго желоба образуется утолщеніе въ видѣ спиннаго шва; *d*) никакихъ отдѣльныхъ элементовъ или морфологически обособленныхъ образованій въ моментъ полнаго обособленія нервной трубки отъ спиннаго шва между ними не наблюдается; слѣдовательно нѣтъ еще и рѣчи объ образованіи зачатка периферической нервной системы.

3. Представленный такимъ образомъ процессъ постепенно, или прерывисто совершается на протяженіи всего спиннаго мозга.

4. Въ головномъ отдѣлѣ замыканіе совершается постепенно впередъ отъ задняго мозга, отчего мало по малу вмѣсто широко открытаго сначала спереди конца нервной трубки появляется узкій и короткій нейропоръ.

5. На всемъ протяженіи между заднимъ мозгомъ и нейропоромъ послѣдовательно наблюдается: эпидермическій желобъ, его вытѣсненіе изъ нервной трубки и обособленіе его отъ нея.

Такъ картина эта рисуется по моимъ наблюденіямъ у *Selachii*, такою-же точно представляется мнѣ она и у аксолотля, и у цыпленка. Пока у меня не было возможности прослѣдить здѣсь вопросъ во всѣхъ подробностяхъ, но изученіе эмбріоновъ въ моментъ замыканія нервной трубки приводитъ меня къ тѣмъ-же заключеніямъ, которыя выработаны мною изъ изученія поперечноротыхъ рыбъ.

У аксолотля гистологическій анализъ очень затрудненъ однородностію эктодермическихъ элементовъ; но и тутъ можно видѣть сначала сростаніе спиннаго шва въ такомъ видѣ,

что эпидермъ и нервная трубка ясно обособлены другъ отъ друга. Въ моментъ сростанія эпидермъ надъ нервной трубкой кажется однослойнымъ, что и дало поводъ Гуссе утверждать, что нижній слой его идетъ на образованіе нервной полоски. Въ действительности же онъ кажется такимъ потому, что нижній слой эпибласта на спинѣ, можетъ быть вслѣдствіе усиленнаго роста въ этой области и отчасти механическихъ причинъ, представленъ сплющенными клѣтками, соприкасающимися только своими тонкими краями съ ядрами, далеко другъ отъ друга отстоящими. Въ головной области процессъ этотъ затемняется тѣмъ, что вслѣдъ за обособленіемъ нервной трубки начинается и дифференцировка общаго зачатка периферической нервной системы; въ спинной же онъ является проще: эпидермъ слѣдуетъ сначала за краями нервной трубки внутрь нервной борозды; затѣмъ онъ сростается, затѣмъ обособляется нервная трубка, верхній край которой опредѣляется совершенно ясной чертой; въ эти моменты между эпидермомъ и нервной трубкой нѣтъ еще ни малѣйшаго слѣда зачатка периферической нервной системы.

Что касается цыпленка, то въ виду многочисленныхъ работъ, сдѣланныхъ на этомъ объэктѣ, конечно недостаточно относительно его ограничиться нѣсколькими словами; здѣсь нужна самая тщательная переработка и самыя точныя доказательства. Въ настоящій моментъ я не нахожу возможности это выполнить. Поэтому я, настаивая на томъ, что здѣсь замыканіе нервной трубки идетъ по вышеуказанной схемѣ, укажу только, что образованіе зачатка периферической нервной системы въ головѣ до полнаго обособленія нервной трубки отъ эктодерма — есть явленіе вторичное.

Въ срединѣ истекшаго года появилось изслѣдованіе Ленгосека о развитіи ганглiозныхъ зачатковъ у человѣческаго эмбріона (13) съ 13-ю сомитами. Исходя изъ изученія краевъ незамкнувшейся еще мозговой пластинки въ задней части эмбріона, онъ отмѣчаетъ обособленіе ганглiознаго шнура по краямъ ея. Въ мѣстѣ замыканія нервной трубки шнуры, или

клѣточныя полоски, сходясь, образуютъ родъ киля въ ея верхней стѣнкѣ (l. c. Taf. I, fig. 3). Ближе впередъ киль остается въ связи съ нервной трубкой; эктодермъ же отстаетъ далеко и поэтому, какъ справедливо замѣчаетъ авторъ (l. c. S. 10), никоимъ образомъ не можетъ принимать участія въ процессѣ образованія гангліевъ отъ упомянутаго выше киля (l. c. fig. 4). Еще ближе къ головѣ киль представляетъ большее развитіе (l. c. fig. 5 и 6), какъ результатъ размноженія его элементовъ. Сходную картину онъ представляетъ и у цыпленка (l. c. fig. 7) на третій день насиживанія. Авторъ съ перваго момента появленія гангліознаго шнура приписываетъ его элементамъ спеціальную гистологическую природу, которую они сохраняютъ и въ дальнѣйшемъ развитіи; онъ называетъ ихъ *ганглíобластами*, въ чемъ, очевидно, сказалось вліяніе Гиса (14). Распространяя свои взгляды на развитіе гангліозныхъ зачатковъ у другихъ позвоночныхъ, Ленгосекъ даетъ нѣсколько стадій развитія ихъ у аксолотля 6—8 дней: и здѣсь они занимаютъ то же положеніе относительно мозга, какъ и у человѣческаго эмбріона (l. c. fig. 8—11). Согласно этимъ наблюденіямъ, гангліозный зачатокъ во время закрытія спины временно является настоящей составной частью покрышки мозговой трубки. У однихъ позвоночныхъ онъ сохраняетъ это положеніе до конца клѣточной пролифераціи (для образованія гангліевъ), у другихъ выдѣляется изъ нервной трубки еще до этого процесса и тогда лежитъ между нею и покровами, какъ настоящій *Zwischenstrang*.

Положеніе Бальфура, что зачатки гангліевъ представляютъ выросты мозговой трубки, онъ считаетъ вѣрнымъ только отчасти. Вмѣстѣ съ этимъ онъ находитъ, что Бирдъ (7) въ существенныхъ чертахъ вѣрно представлялъ первое появленіе гангліевъ (l. c. S. 24).

Изъ сказаннаго ясно, что Ленгосекъ старается примирить прежнія изслѣдованія Бальфура, Гуссе и Маршалла.

Это ему кажется возможнымъ, принявъ, что гангліобласты его съ перваго-же момента ихъ появленія получаютъ спеціальную гистологическую дифференцировку. Насколько онъ

правъ относительно человѣческаго эмбріона, судить не могу, но для аксолотля и цыпленка, равно какъ и другихъ позвоночныхъ, принять такую дифференцировку не нахожу достаточныхъ основаній. А разъ это такъ, его ганглiобласты суть простые эмбріональные элементы пограничной между эктодермомъ и мозговой пластинкой области. При замыканіи нервной трубки они частію остаются въ эктодермѣ, частію входятъ въ мозговую покрышку, гдѣ, какъ обособленный кильь, выдѣлены быть не могутъ. Теряя такимъ образомъ свою индивидуальность, ганглiобласты Ленгосека являются элементами мозга, изъ покрышки котораго потомъ дифференцируется зачатокъ периферической нервной системы.

Болѣе оригинальный взглядъ на происхожденіе элементовъ ея, не вполнѣ впрочемъ доказательно, высказалъ незадолго передъ тѣмъ Гисъ (14; S. 105). Производя мозговые нейробласты (эмбріональныя нервныя клѣтки) изъ особыхъ зародышевыхъ клѣтокъ, онъ полагаетъ, что и для ганглiозныхъ клѣтокъ долженъ существовать подобный же источникъ. Таковымъ онъ считаетъ зародышевыя клѣтки (*Keimzellen*), наблюдаемыя въ эпидермѣ вблизи мѣста обособленія нервной трубки во время этого процесса (l. c. fig. 19—21). Два обстоятельства требуютъ здѣсь подтвержденія: специфичность зародышевыхъ клѣтокъ Гиса и переходъ ихъ въ зачатокъ периферической нервной системы.

II.

Начальная дифференцировка общаго зачатка периферической нервной системы.

Подъ общимъ зачаткомъ периферической нервной системы (помимо переднихъ корешковъ, развивающихся независимо) мы разумѣемъ эмбріональное образованіе, которое въ дальнѣйшемъ развитіи дастъ начало нервнымъ узламъ, и при участіи котораго развиваются и задніе корешки, и периферическія нервныя волокна, будь то отдѣльныя вѣтви, или крупные нервные стволы.

Какъ будетъ показано дальше, всѣ эти его производныя тѣсно связаны другъ съ другомъ при своемъ появленіи, и начальное ихъ происхожденіе кроется въ тѣхъ измѣненіяхъ спинной стѣнки нервной трубки, которыя ведутъ къ появленію по спинному шву такъ называемой нервной или гангліозной полоски. Если изъ образованія этого прежде всего вычленяются зачатки гангліевъ, то это еще не можетъ служить основаніемъ для утвержденія, что только эти послѣдніе изъ нея и образуются: и задніе корешки, и периферическіе нервы растутъ изъ этихъ зачатковъ гангліевъ. Такимъ образомъ, если появленіе нервной полоски есть первый моментъ развитія периферической нервной системы, то расчлененіе ея является вторымъ моментомъ. Въ дальнѣйшемъ же развитіи изъ метамерныхъ зачатковъ развиваются и гангліи, и корешки, и периферическія вѣтви.

Мнѣ кажется, нѣтъ надобности обращаться къ историческому обзору описаній образованія гангліозной или нервной полоски: это дѣлалось много разъ. Укажу лишь на то обстоятельство, что здѣсь важно опредѣлить не только *способъ* ея образованія по центральной нервной системѣ, но главнымъ образомъ первое ея появленіе вообще. Съ этой точки зрѣнія приходится одновременно разсматривать ея появленіе, какъ въ головѣ, такъ и въ туловищѣ, такъ какъ по всему тѣлу она является образованіемъ однороднымъ и первоначально непрерывнымъ.

По Бальфуру (1) нервная полоска простирается впередъ до языкоглоточнаго нерва. По Маршаллу (6) у цыпленка она достигаетъ до самаго передняго отдѣла головы и появляется еще до окончательнаго закрытія нервной трубки. По Ванъ-Вейе (15) передній конецъ ея находится въ связи съ зачаткомъ *epiphysis cerebri*. Авторъ этотъ однакожъ не нашелъ, чтобъ означенный передній отдѣлъ нервной полоски непрерывно былъ связанъ съ тѣми ея отдѣлами, изъ которыхъ развиваются черепные и спинные нервы. Рабль и Доринъ въ позднѣйшихъ работахъ согласно утверждаютъ, что нервная полоска быстро растетъ въ направленіи спереди назадъ. Такимъ

образомъ совершенно ясно опредѣляется, что она возникаетъ не сразу на всемъ протяженіи центральной нервной системы, но что въ послѣдней имѣется исходный пунктъ ея развитія, съ котораго описаніе этого процесса и должно быть начато. По Маршаллу (6) это будетъ средній мозгъ.

Согласно съ Кащенко (3; S. 463), я нахожу, что до закрытія нервной трубки нѣтъ ни слѣда нервной полоски у *Selachii*. Такимъ образомъ существуетъ въ развитіи ихъ такой моментъ, когда только что закрывшаяся нервная трубка и спинной шовъ эктодерма не имѣютъ между собою никакихъ промежуточныхъ образованій и тѣсно другъ къ другу прилегаютъ. Такія отношенія наблюдаются по длинѣ почти всей нервной трубки у помянутаго выше пятнадцатидневнаго зародыша ската (*Raja sp?*; Таб. VII, *fig. 24*). Согласно уже представленному на предъидущихъ страницахъ описанію, мозговая трубка этого эмбріона замкнута на всемъ протяженіи, исключая самаго передняго конца, гдѣ значительное время остается открытымъ нейропоръ (Табл. VII, *fig. 24, ne*). Слѣды замыканія ея и обособленія отъ эктодерма остаются еще въ видѣ болѣе или менѣе рѣзко выраженнаго (Табл. II, *fig. 6*) желоба. Спинной шовъ и нервная трубка прилегаютъ другъ къ другу на всемъ протяженіи, исключая теменнаго изгиба, гдѣ между ними наблюдается небольшое щелевидное пространство. На разрѣзахъ, прошедшихъ выше изображеннаго на *fig. 5*, Табл. II, пространство это наблюдается совершенно ясно. (Табл. VII, *fig. 2*).

И здѣсь же, какъ указано выше, элементы спинной стѣнки нервной трубки пріобрѣтаютъ то рыхлое расположеніе, которое и представляетъ первый шагъ въ дифференцировкѣ общаго зачатка периферической нервной системы. Эпидермическій желобъ въ этомъ районѣ выраженъ еще вполнѣ ясно, но дно его вполнѣ замкнуто и обособлено, такъ что нѣтъ ни малѣйшей связи между нимъ и нѣсколько разрыхленными элементами нервной трубки. Въ полученной мною серіи тангенціальныхъ разрѣзовъ на первомъ изъ нихъ и получился только

этотъ эпидермическій желобокъ, состоящій изъ мелкихъ и однородныхъ элементовъ; на слѣдующемъ: эпидермъ и концы желобка, а въ срединѣ рыхлыя клѣтки эмбріональнаго мозга; на слѣдующихъ разрѣзахъ: кругомъ эпидермъ, концы желоба, а въ срединѣ часть нервной трубки съ рыхло лежащими клѣтками въ мѣстахъ, ближайшихъ къ эпидермическому желобу, въ особенности же съ задняго конца (Табл. VII, *fig.* 2). Такое рыхлое расположеніе клѣтокъ наблюдается на протяженіи, приблизительно представленномъ при *l. n.* на *fig.* 24, Табл. VII.

Согласно съ наблюденіями Кащенко, Рабля и Дорна указаннымъ разрыхленіемъ, вызывающимъ неровность верхней стѣнки мозговой трубки, и начинается образованіе гангліозной полоски, или, какъ мы принимаемъ, общаго зачатка периферической нервной системы.

Мѣстомъ начальнаго его развитія является такимъ образомъ темянной изгибъ, т. е. участокъ эмбріональной нервной системы, изъ котораго впослѣдствіи разовьется среднiй мозгъ.

Что же касается гистологической природы описываемаго разрыхленія, то источникомъ своимъ она имѣетъ расположеніе элементовъ, входящихъ въ составъ спинной стѣнки мозговой трубки. Митотическія фигуры въ обиліи видны, во первыхъ, въ ближайшихъ клѣткахъ, ограничивающихъ полость мозга, а во вторыхъ, и по периферіи рыхлаго зачатка. Очевидно, что тогда какъ первыя являются выразителями подготовительнаго процесса, — вторыя знаменуютъ дальнѣйшее уже развитіе зачатка периферической нервной системы. Благодаря тому, что здѣсь клѣтки лежатъ не такъ скучено, какъ въ нервной трубкѣ, яснѣе видны ихъ сферическія ядра и протоплазматическія тѣла; ближайшія изъ нихъ къ периферіи обладаютъ вѣтвистыми отростками.

Въ дальнѣйшемъ развитіи общаго зачатка периферической нервной системы имѣютъ мѣсто прежде всего три момента: разростаніе его впередъ, по бокамъ нервной трубки и назадъ.

Что касается перваго изъ нихъ, то уже Маршаллъ и Ванъ-Вейе указали, что передній конецъ ганглiозной полоски цыпленка и селахій простирается до уровня передней

части глазныхъ пузырей. Болѣе же подробныя указанія по этому предмету далъ въ послѣднее время Дорнъ (17) для *Torpedo*.

Мои личныя наблюденія касательно этого пункта сдѣланы надъ эмбріонами скатовъ (*Raja clavata* и *R. sp?*), и я вполнѣ могу подтвердить указанія вышепоименованныхъ авторовъ. У эмбріона (*Raja sp?*, 15-й день развитія; 4,5 mm. длиной) съ двумя парами ясно выраженныхъ висцеральныхъ мѣшковъ и съ опредѣлившимися глазными выступами уже при наблюденіи in toto (Табл. I, *fig. 1*) спинная сторона головнаго мозга кажется неровной и зернистой; впередъ эта неровность и зернистость простирается до уровня глазныхъ пузырей. На тѣхъ же эмбріонахъ видно, что помянутая неровность спинной стѣнки нервной трубки, указывающая на начальную дифференцировку периферической нервной системы, выражена болѣе всего на головномъ изгибѣ (Табл. I, *fig. 1, tr*). Тогда какъ въ передней части она видна по самому краю, здѣсь она занимаетъ съ боковъ до трети мозговой трубки; очевидно, что до извѣстной степени обособившійся зачатокъ периферической нервной системы расположился уже по бокамъ нервной трубки; спереди же и сзади, на равныхъ приблизительно протяженіяхъ, онъ представленъ лишь рыхло расположенными элементами спинной ея стѣнки. Назадъ эту дифференцировку въ описываемую стадію можно прослѣдить до уровня гіоидной дуги (Табл. I, *fig. 1*).

Такимъ образомъ, до сихъ поръ описанная выше дифференцировка спинной стѣнки средняго мозга идетъ одновременно, постепенно и приблизительно равномѣрно, и впередъ, и назадъ; между тѣмъ какъ въ исходномъ пунктѣ дальнѣйшее развитіе ведетъ къ расположенію элементовъ зачатка периферической нервной системы по бокамъ мозговой трубки.

Гистологическій характеръ только что описанной дифференцировки является въ слѣдующемъ видѣ. Представленный на *fig. 1*, Табл. I, зародышъ ската былъ разложенъ на поперечные разрѣзы въ направленіи, указанномъ на рисункѣ; толщина разрѣзовъ около 5 μ. На первыхъ изъ нихъ со спинной стороны ясно виденъ описанный выше эпидермическій желобъ,

совершенно уже обособленный отъ мозговой трубки; а на пятомъ отъ начала по спинному краю мозговой трубки уже видны рыхло лежащія клѣтки, которыми и опредѣляется передняя граница ганглiозной полоски прежнихъ авторовъ. На слѣдующемъ разрѣзѣ появляется уже глазной выступъ съ одной стороны. Помянутый выше желобъ на первыхъ разрѣзахъ несетъ еще видимые слѣды только что завершившагося заростанія, тогда какъ на дальнѣйшихъ разрѣзахъ онъ уже превращается въ спинной шовъ. Очевидно, слѣдовательно, что первые разрѣзы прошли черезъ только что замкнувшійся нейропоръ, кзади отъ котораго тотчасъ, какъ справедливо полагаетъ Дорнъ (17; S. 352), и начинается такъ называемая ганглiозная полоска. Рыхлое расположеніе ея элементовъ выражается въ томъ, что они раздѣляются свѣтлыми промежутками, а периферическіе изъ нихъ, со спинной стороны мозговой трубки исключительно, обладаютъ неправильно раскинутыми отростками. На слѣдующихъ затѣмъ разрѣзахъ, проходящихъ черезъ глазные пузыри, элементы подобнаго характера наблюдаются не только по спинной сторонѣ мозговой трубки, но и на ближайшихъ участкахъ боковыхъ ея поверхностей. Здѣсь они также выступаютъ изъ уровня наружной ея поверхности, и этимъ то и обусловливается тотъ неровный и зернистый характеръ, которымъ обладаютъ эти отдѣлы нервной трубки при наблюденіи in toto. И чѣмъ дальше затѣмъ назадъ, тѣмъ болѣе рыхлое расположеніе наблюдается въ наружныхъ клѣткахъ, замыкающихъ сверху мозговую трубку; равнымъ образомъ и ближайшіе изъ элементовъ боковыхъ поверхностей, выступая изъ общаго уровня, въ расположеніи своемъ проявляютъ стремленіе книзу (Табл. II, *fig. 1, b*). Только ближайшія къ мозговой полости клѣтки сохраняютъ свое первоначальное положеніе; всѣ же лежащія кверху и съ боковъ, принявъ рыхлое расположеніе, представляютъ зачатокъ периферической нервной системы (Табл. VII, *fig. 4*). Нижніе края этого зачатка, замыкающаго теперь всю спинную сторону соотвѣтствующихъ участковъ нервной трубки, составлены изъ клѣтокъ, выступившихъ въ пространство подъ эпидермомъ

и прилегающихъ къ бокамъ мозговой трубки; такъ что въ общемъ на разрѣзѣ элементы зачатка располагаются вѣерообразно, при чемъ крайніе изъ нихъ, уклоняясь по дугѣ, направляются книзу.

Сколько мнѣ извѣстно, Кащенко (3; S. 463) первый указалъ на разрыхленіе клѣтокъ верхней стѣнки мозговой трубки, какъ на исходный процессъ въ развитіи такъ называемой гангліозной полоски. У Рабля (18; S. 223; Taf. X, fig. 3, 4) мы находимъ картину, вполнѣ сходную съ представленной нами выше.

За глазными пузырями картина измѣняется въ томъ смыслѣ, что даже непосредственно съ мозговой полостью граничащія клѣтки верхней стѣнки мозговой трубки располагаются рыхло, откуда и получается картина, представленная Бирдомъ, напр. на fig. 32 (7). Съ другой стороны, начиная отсюда и назадъ, зачатокъ периферической нервной системы въ меньшей мѣрѣ распространяется на бока мозговой трубки, чѣмъ это было замѣчено на уровнѣ глазныхъ выступовъ. Начиная съ разрѣзовъ, на которыхъ появляется уже мезодермъ, бока мозговой трубки сохраняютъ свою ровную поверхность, но за то клѣтки, закрывающія её сверху, нарушая свое первоначальное положеніе, массой вдаются въ мозговую полость, и въ этой формѣ дифференцировка центральной нервной системы на пути къ образованію периферической наблюдается на значительномъ протяженіи назадъ (Табл. I, *fig. 1*; Табл. II, *fig.* 2 и *3*, *b*). На заднихъ разрѣзахъ чрез голову, начиная приблизительно съ представленнаго на *fig. 2*, Табл. II, въ указанномъ выступѣ еще не наблюдается и характернаго для развитія зачатка периферической нервной системы разрыхленія элементовъ. Сравнительно съ лежащимъ выше и совершенно обособленнымъ эктодермомъ, выступъ этотъ представляетъ образованіе, соотвѣтствующее лежащему надъ нимъ спинному шву (Табл. II, *fig. 2* и *3*; *a*, *b*). За гіоидной дугой онъ совершенно исчезаетъ, и нервная трубка по всей поверхности пріобрѣтаетъ однообразную структуру (Табл. II, *fig. 4*). Весь эпидермъ въ туловищной области дѣлается тоньше, исключая спиннаго шва,

который, не находясь съ нервной трубкой ни въ какомъ органическомъ соединеніи, плотно прилегаетъ къ ней на всемъ дальнѣйшемъ протяженіи, вплоть до хвостоваго конца, гдѣ онъ и исчезаетъ. Такимъ образомъ, гистологически зачатокъ периферической нервной системы въ описанную стадію дифференцировался такъ, что *впередъ* до нейропора элементы нервной трубки разрыхлились и частію выступили сверху и по бокамъ; *назадъ*, выйдя изъ начальнаго положенія, они вдались въ мозговую полость валикомъ; *по бокамъ* на уровнѣ глазныхъ пузырей, выйдя изъ стѣнки мозговой трубки, они опустились по ней книзу.

Въ дальнѣйшемъ развитіи зачатка периферической нервной системы наблюдаются осложненія въ томъ смыслѣ, что въ то время какъ назадъ продолжается дифференцировка приблизительно по указанной выше программѣ, передняя часть раньше образовавшагося зачатка начинаетъ атрофироваться; затѣмъ наступаетъ расчлененіе, опредѣляющее, какъ принято выражаться въ послѣднее время, зачатки гангліевъ первыхъ черепныхъ нервовъ.

Такую картину съ внѣшней стороны (при наблюденіи in toto) мы видимъ на эмбріонѣ *Rajae clavatae* на 12-й день развитія (Табл. VII, *fig. 25*). Онъ немного старше раньше описаннаго зародыша другого вида ската, такъ какъ у него ясно видно только два висцеральныхъ мѣшка; что же касается зачатка периферической нервной системы, то, будучи ясно замѣченъ по всей головѣ и заходя даже отчасти на туловище, онъ представляетъ видимое расчлененіе на три отдѣла: передній, надъ глазными выступами; средній—приблизительно до уровня перваго висцеральнаго мѣшка, и задній, начинающійся нѣсколько отступя отъ средняго, надъ гіоидной дугой. Передній отдѣлъ выраженъ слабо; средній —сплошной полукруглой пластинкой охватываетъ бока средняго мозга и книзу простирается до верхней границы головной мезодермы. Задній, опускаясь спереди къ гіоидной дугѣ, и, нѣсколько выдѣляя изъ себя переднюю часть, за нею постепенно дѣлается уже. Очевидно, что средній отдѣлъ представляетъ зачатокъ тройничнаго нерва; тог-

да какъ задній несетъ въ себѣ мало обособленные зачатки *n. acusticofacialis* и *glossopharyngeovagi.* Связь между всѣми тремя отдѣлами выражена здѣсь очень слабо, но не кажется вполнѣ порванной.

Нѣсколько большую затѣмъ степень развитія зачатка периферической нервной системы представляетъ *Raja sp?* на 16-й день развитія, около 4,5 mm. длиной (Табл. I, *fig 2*). У него ясно видны уже три очень широкихъ висцеральныхъ мѣшка. Можетъ быть, это особенность этого вида, но зачатокъ здѣсь нѣсколько дальше простирается впередъ, чѣмъ у только что описаннаго зародыша *Rajae clavatae*, хотя сравнительно не такъ далеко, какъ у эмбріона того же вида, только съ двумя висцеральными мѣшками. Повидимому, спереди атрофія уже началась. Въ остальномъ отличіе отъ *Raja clavata* выражается: во первыхъ, въ большемъ развитіи зачатка назадъ по спинѣ; во вторыхъ, въ менѣе рѣзкомъ обособленіи передняго и задняго отдѣловъ отъ средняго, такъ что связь между ними остается видимой; и въ третьихъ, въ большемъ развитіи зачатка по бокамъ: зачатокъ тройничнаго нерва уже опустился на челюстную дугу.

Этотъ зародышъ былъ изученъ на разрѣзахъ, часть которыхъ и представлена на *fig. 1—9* и *38*, Табл. IV. На первыхъ изъ нихъ (порядокъ и направленіе указаны на *fig. 2*, Табл. I) со спинной стороны мозговая трубка находится еще въ тѣсной связи съ эктодермомъ, который, будучи здѣсь утолщенъ, несетъ ясные слѣды только что закрывшагося нейропора. Затѣмъ на разрѣзахъ, которые уже проходятъ чрезъ глазные выступы, (на 18 разрѣзахъ до представленнаго на *fig. 1*, Табл. IV), наблюдается съ каждаго боку надъ глазнымъ выступомъ группа клѣтокъ. Чѣмъ ближе къ заднему краю глазнаго выступа, тѣмъ яснѣе, что эта группа представляетъ передній конецъ общаго зачатка периферической нервной системы. Уже на *fig. 1*, Табл. IV, видно, что она связана со спиннымъ швомъ мозговой трубки, который на послѣдующихъ къ спинѣ разрѣзахъ едва представляетъ характерную и выше описанную рыхлость элементовъ. Достойно замѣчанія, что помянутая груп-

па клѣтокъ, имѣя наибольшее развитіе на уровнѣ, обозначенномъ на *fig.* 2, Табл. I, цифрой 1 (Табл. IV, *fig.* 1), на десяти выше лежащихъ разрѣзахъ постепенно уменьшается и пропадаетъ почти безслѣдно: между эктодермомъ и нервной трубкой остаются замѣтными лишь одиноко лежащія одна, двѣ клѣтки съ каждой стороны; спинной шовъ мозговой трубки оказывается здѣсь однороднымъ съ остальными ея стѣнками и вполнѣ замкнутымъ; лишь кое—гдѣ прилегаютъ къ нему нѣкоторыя изъ упомянутыхъ отдѣльныхъ клѣтокъ. Такую картину представляютъ всѣ разрѣзы до изображеннаго на *fig.* 2, Табл. IV, гдѣ уже ясно наблюдается зачатокъ тройничнаго нерва. На *fig.* 2, Табл. I, снятой съ эмбріона при наблюденіи in toto, описанная выше группа клѣтокъ, несомнѣнно относящаяся къ зачатку периферической нервной системы, нанесена уже по изученіи разрѣзовъ. Имѣя въ виду болѣе ранніе стадіи начальной дифференцировки периферической нервной системы, не трудно вывести заключеніе, что образованіе впереди общаго зачатка тройничнаго нерва представляетъ обособленную и видоизмѣненную часть передняго конца гангліозной полоски авторовъ.

Начиная съ разрѣза, изображеннаго на *fig.* 2, Табл. IV, спинной шовъ мозговой трубки представляетъ такое расположеніе клѣтокъ, которое ясно указываетъ на органическую связь ихъ съ клѣтками зачатка тройничнаго нерва: лежатъ онѣ рыхло и вѣерообразно расходятся на обѣ стороны, а кромѣ того, вся мозговая стѣнка въ этомъ мѣстѣ крайне незначительной толщины. Въ переднемъ своемъ отдѣлѣ зачатокъ *trigemini* расположенъ лишь вблизи спиннаго шва (Табл. I, *fig.* 2) и состоитъ изъ разсѣянныхъ клѣтокъ; но на уровнѣ мандибулярной дуги онъ пріобрѣтаетъ значительное развитіе. Масса его по толщинѣ здѣсь превышаетъ мозговую стѣнку, хотя не можетъ спорить съ нею въ компактности: элементы его, звѣздообразно вѣтвистые, лежатъ рыхло и по краю опускаются ниже уровня хорды, плотно прилегая къ эктодерму. Далѣе назадъ вся эта клѣточная масса дѣлается нѣсколько тоньше и болѣе рыхлою, но на всемъ протяженіи связывается со спиннымъ

нивомъ мозговой трубки, обнаруживая отношенія, представленныя при значительномъ увеличеніи на *fig. 38*, Табл. IV. Ближе всего къ спинѣ лежащія клѣтки зачатка *trigemini* въ массѣ своей прикрываютъ мозгъ на всемъ протяженіи и образуютъ собственно то, что и описывалось подъ названіемъ гангліозной или нервной полоски (Табл. IV, *fig. 4*). Въ задней части зачатокъ тройничнаго нерва дѣлается рыхлѣе, равно какъ и спинная стѣнка мозговой трубки (Табл. IV, *fig. 5*). За только что указаннымъ разрѣзомъ по сторонамъ послѣдней уже не наблюдается элементовъ зачатка, между тѣмъ какъ спинная стѣнка ея сохраняетъ прежнее рыхлое расположеніе элементовъ вплоть до зачатка слѣдующей группы нервовъ, т. е. *acusticofacialis* (Табл. IV, *fig. 6*). Такимъ образомъ, какъ и упомянуто выше, здѣсь связь между среднимъ и заднимъ отдѣлами общаго зачатка периферической нервной системы не нарушилась вполнѣ, такъ какъ сохранилась еще на всемъ протяженіи первичная дифференцировка нервной трубки.

Въ области *acusticofacialis* спинная стѣнка послѣдней является нѣсколько расширенной; во всей массѣ ея элементы разрыхлены и по краямъ переходятъ незамѣтно въ зачатки нервовъ, имѣющіе приблизительно тотъ же характеръ (Табл. IV, *fig.* 7). За только что указаннымъ разрѣзомъ спинная мозговая стѣнка съуживается, равно какъ дѣлаются слабѣе и нервные зачатки, располагаясь исключительно по спинкѣ нервной трубки. (Табл. IV, *fig. 8*). Въ этомъ видѣ они замѣтны еще на значительномъ протяженіи назадъ и очевидно соотвѣтствуютъ группѣ блуждающаго нерва (Табл. IV, *fig. 9*).

Сравнивая только что представленную картину дифференцировки периферической нервной системы съ описанной выше у эмбріона, изображеннаго на *fig. 1*, Табл. I, можно охарактеризовать её слѣдующими моментами:

1. Зачатокъ занялъ гораздо большее протяженіе назадъ, захвативъ всю головную область.

2. Отмѣченное выше выхожденіе элементовъ изъ спинной стѣнки мозговой трубки въ промежутокъ между эктодермомъ и боками мозга получило здѣсь въ разныхъ мѣстахъ

большое развитіе, такъ что изъ этихъ элементовъ образовались клѣточные комплексы, представляющіе общіе зачатки черепныхъ нервовъ.

3. Въ то время какъ въ задней части зачатка имѣютъ мѣсто процессы, съ которыхъ раньше впереди началось развитіе периферической нервной системы (т. е. разрыхленіе спинной мозговой стѣнки и выхожденіе элементовъ на обѣ стороны), въ передней отъ него обособились группы клѣтокъ, занимающія районъ между глазными выступами. Представляя значительные клѣточные комплексы непосредственно вблизи глазныхъ пузырей, онѣ разсѣянными клѣточками стоятъ въ связи съ спиннымъ швомъ нервной трубки, который въ этомъ мѣстѣ уже не обнаруживаетъ разрыхленности, наблюдаемой вначалѣ. Такимъ образомъ, здѣсь отмѣчается обратный процессъ: прекращеніе новообразованія элементовъ периферической нервной системы, дифференцировка обособившагося передняго отдѣла ея, и возвращеніе нервной трубки на путь самостоятельнаго развитія.

4. Одновременно съ выдѣленіемъ передняго участка периферической нервной системы наблюдается обособленіе группы тройничнаго нерва. Зачатокъ его значительно опустился книзу, но еще далеко простирается впередъ, хотя видимо, что эта часть его имѣетъ одинаковую судьбу съ лежащимъ впереди нервнымъ зачаткомъ.

5. Начиная отъ задняго конца зачатка *trigemini* и назадъ, спинной шовъ представляетъ характерную для начала развитія периферической нервной системы рыхлость.

6. Помимо зачатка группы *trigemini* обособились зачатки группъ слуховаго и блуждающаго нервовъ.

Теперь, чтобъ закончить характеристику начальной дифференцировки нервной системы, нужно представить её въ туловищѣ эмбріона въ то время, когда въ головѣ вмѣстѣ съ расчлененіемъ наступаютъ фазы дальнѣйшаго развитія отдѣльныхъ нервныхъ группъ; но въ дополненіе къ выше приведеннымъ даннымъ я могу указать еще на двухъ эмбріоновъ ската (*Raja sp?*), изъ которыхъ одинъ былъ только съ двумя вполнѣ

ясными висцеральными мѣшками (Табл. VII, *fig.* 26), а другой съ тремя, по нѣсколько болѣе поздняго развитія, чѣмъ изображенный на *fig.* 2, Табл. I.

Первый изъ нихъ интересенъ особенно по сильному развитію нервнаго зачатка впереди группы тройничнаго нерва. Зачатокъ этотъ простирается впередъ до *epiphysis* и по бокамъ— между глазными пузырями и мозгомъ. Онъ стоитъ въ связи съ зачаткомъ *trigemini* при посредствѣ разсѣянныхъ клѣтокъ, лежащихъ надъ спиннымъ швомъ. Зачатокъ *trigemini* съуженъ и периферическимъ концомъ занимаетъ почти всю мандибулярную дугу; передній конецъ его по спинному шву далеко тянется впередъ, а задній непосредственно переходитъ въ зачатокъ *facialis*, который слегка отдѣленъ отъ зачатка *acustici*. Позади послѣдняго выдѣляется узенькій зачатокъ *glossopharyngei*, за которымъ далеко назадъ тянется такъ называемая ганглiозная полоска, передняя нерасчлененная часть которой очевидно представляетъ зачатокъ блуждающаго нерва, а задняя, несущая признаки метамернаго расчлененія, — зачатки первыхъ спинныхъ нервовъ. Не вхожу здѣсь въ описаніе подробностей представленной картины, тѣмъ болѣе, что имѣющійся въ виду эмбріонъ обладаетъ особенностями, которыя заслуживаютъ спеціальнаго изученія.

Другой изъ упомянутыхъ выше эмбріоновъ (Табл. VII, *fig.* 27), въ отличіе отъ прежде описанныхъ, обладаетъ нѣсколько болѣе дифференцированной периферической нервной системой. Зачатокъ тройничнаго нерва, занимая мандибулярную дугу широкой пластинкой, направляется къ глазу; зачатокъ *facialis* опустился на гіоидную дугу; общій зачатокъ блуждающаго и первыхъ спинныхъ нервовъ на значительномъ протяженіи виденъ за жаберной областью; передній конецъ зачатка *trigemini* занимаетъ почти весь средній мозгъ; всѣ нервныя группы еще находятся въ взаимной связи, указывающей на общее ихъ происхожденіе. Даже при наблюденіи in toto здѣсь, какъ и у эмбріона, изображеннаго на *fig.* 2, Табл. I, весь периферическій нервный зачатокъ представляется неровнымъ отъ рыхлаго расположенія его элементовъ.

Что касается развитія периферической нервной системы въ туловищѣ эмбріона, то этотъ вопросъ, какъ справедливо замѣчаетъ О. Гертвигъ (2; S. 376), имѣя въ виду прежде всего развитіе спинныхъ узловъ, является изученнымъ съ наибольшей ясностію. Выше было указано уже, что зачатокъ ея (такъ называемая гангліозная полоска) появляется постепенно, начиная отъ головы къ хвосту. Рабль (18; S. 223), соглашаясь въ этомъ пунктѣ съ Бальфуромъ, далъ краткое, но точное и вполнѣ удовлетворительное описаніе его возникновенія. Прежде всего гладкая до того спинная поверхность нервной трубки становится неровной и нѣсколько набухаетъ. Происходитъ это съ одной стороны отъ размноженія замыкающихъ съ этой стороны нервную трубку элементовъ, что доказывается обильными здѣсь фигурами ядернаго дѣленія, и съ другой—отъ болѣе рыхлаго ихъ расположенія. Изъ образовавшагося такимъ путемъ возвышенія выходятъ зачатки спинныхъ нервовъ, которые, тѣсно прилегая къ нервной трубкѣ, растутъ внизъ. Процессъ этотъ довольно быстро совершается въ направленіи спереди назадъ, и мы прибавимъ только, что исходнымъ пунктомъ онъ имѣетъ общій съ нимъ первоначально зачатокъ головной периферической нервной системы.

Кащенко (3), представляя сходно въ общихъ чертахъ тотъ же процессъ, находитъ, что каріомитозы въ спинной стѣнкѣ нервной трубки наблюдаются не въ бо̀льшемъ числѣ, чѣмъ въ другихъ частяхъ ея поверхности, и что, слѣдовательно, причина образованія гангліозной полоски кроется не въ усиленномъ размноженіи клѣтокъ, а въ измѣненіи ихъ группировки. Благодаря этому, у эмбріона съ двумя жаберными мѣшками почти нѣтъ верхней стѣнки мозговой трубки, которая должна затѣмъ закрываться вторично.

Дорнъ (16), исправляя выше приведенныя наблюденія Рабля, находитъ, что фигуры дѣленія встрѣчаются во всѣхъ частяхъ гангліозной полоски и не менѣе рѣдко въ периферическихъ ея отдѣлахъ. Что касается меня, то я присоединяюсь въ этомъ вопросѣ къ мнѣнію Дорна, вполнѣ соглашаясь въ тоже время съ Кащенко, что перемѣщеніе клѣтокъ и выхож-

деніе ихъ изъ стѣнокъ нервной трубки играетъ въ образованіи зачатка периферической нервной системы весьма важную роль.

Всѣ поименованные авторы, Кащенко, Рабль и Доринъ, единогласно возражаютъ противъ представленной Бирдомъ (7) теоріи происхожденія гангліевъ (а съ тѣмъ вмѣстѣ и другихъ отдѣловъ периферической нервной системы) непосредственно отъ эктодерма, независимо отъ мозговой трубки.

Кащенко говоритъ, что связь между ганглiозной полоской и эпидермомъ наступаетъ уже послѣ того, какъ первая образовалась, и весьма спорнымъ является, чтобъ и потомъ послѣдняя давала матеріалъ для первой.

Изученіе какъ прежде имѣвшихся, такъ и вновь спеціально изготовленныхъ препаратовъ, убѣдило Рабля, что данныя Бирда находятся въ противорѣчіи съ фактами.

Доринъ, присоединяясь къ заключенію Рабля, по обстоятельной провѣркѣ выводовъ Бирда, находитъ, что они не могутъ быть приняты („Die Beard'schen Angaben sind gänzlich haltlos". 16; S. 55).

Изъ выше представленной нами картины замыканія мозговой трубки и обособленія ея отъ эктодерма совершенно ясно, что до послѣдняго у *Selachii* нѣтъ никакого слѣда периферической нервной системы. Такимъ образомъ, по отношенію къ изслѣдуемому въ данный моментъ вопросу, мы должны считать наблюденія Бирда, равно какъ и сходныя съ ними другихъ авторовъ, лишенными основанія.

Приведенными данными можно собственно закончить представленіе начальной дифференцировки общаго зачатка периферической нервной системы, хотя образованіе ея въ туловищѣ еще не пришло къ концу. Но въ виду того, что тамъ на всемъ протяженіи совершается одинъ и тотъ же процессъ, и что спереди, въ головѣ, началось уже расчлененіе общаго зачатка, и даже имѣютъ отчасти мѣсто явленія обратнаго развитія, мы должны обратиться теперь къ тѣмъ процессамъ, которые характеризуютъ дальнѣйшую дифференцировку периферической

нервной системы, имѣя въ виду изучить ихъ въ послѣдовательномъ порядкѣ, спереди назадъ. Но прежде мы въ общихъ чертахъ резюмируемъ предшествовавшіе и въ настоящей главѣ представленные процессы, сравнивъ въ этомъ отношеніи селахіи съ другими позвоночными. У *Selachii* мы рисуемъ себѣ такую картину (12):

1) Зачатокъ периферической нервной системы появляется послѣ закрытія мозговой трубки и обособленія ея отъ эктодерма.

2) Онъ происходитъ изъ верхней стѣнки мозговой трубки вслѣдствіе размноженія здѣсь ея элементовъ, разрыхленія ихъ и перемѣщенія; дальнѣйшій ростъ его обусловливается самостоятельнымъ размноженіемъ его элементовъ.

3) Впервые появляется онъ въ области теменнаго изгиба, вслѣдъ затѣмъ распространяется впередъ до нейропора и постепенно дифференцируется назадъ, сначала по заднему мозгу, а затѣмъ и по спинному. Первоначально, слѣдовательно, имѣется одинъ сплошной зачатокъ.

4) Одновременно съ разростаніемъ его по спинному шву мозга наблюдается разростаніе его по бокамъ мозговой трубки, и прежде всего въ мѣстѣ первоначальнаго его развитія, а затѣмъ и въ переднемъ и заднемъ его отдѣлахъ.

5) Одновременно съ этимъ является и расчлененіе зачатка. Прежде всего выдѣляется нервная группа впереди тройничнаго нерва (I) и группа этого послѣдняго (II); затѣмъ группа лицеваго нерва (III), затѣмъ блуждающаго (IV) и наконецъ спинные нервы (V), въ послѣдовательномъ порядкѣ отъ головы къ хвосту. Первоначальная связь между отдѣльными зачатками остается значительное время.

6) Прежде чѣмъ опредѣлится характеръ третьей изъ названныхъ группъ (III), первая изъ нихъ претерпѣваетъ уже обратное развитіе; и прежде чѣмъ появятся спинные нервы, группы нервовъ тройничнаго и лицеваго подвергаются расчлененію. Такимъ образомъ, на одномъ и томъ же эмбріонѣ имѣются различныя фазы одного и того же процесса.

Возможно ли представленную такимъ образомъ картину считать вполнѣ соотвѣтствующей фактамъ, наблюдаемымъ у другихъ группъ позвоночныхъ, это составляетъ предметъ будущихъ изслѣдованій. Теперь мы только въ бѣгломъ очеркѣ представимъ, насколько имѣющіеся въ литературѣ факты, подкрѣпляемые въ разныхъ случаяхъ нашими собственными наблюденіями, могутъ быть истолкованы въ благопріятномъ смыслѣ по отношенію къ сдѣланнымъ нами выводамъ.

Относительно круглоротыхъ рыбъ (*Cyclostomi*) мы имѣемъ слѣдующія указанія. Загемель (19) находитъ, что у миноги первый зачатокъ периферическихъ нервовъ появляется *послѣ* обособленія эктодерма отъ мозговой трубки и происходитъ отъ этой послѣдней (l. c. S. 17). Того же мнѣнія Шипли (20). По Скотту (21) периферическіе нервы миноги развиваются какъ у селахій, и онъ присоединяется къ взглядамъ Загемеля и Шипли (l. c. p. 283). Купферъ, насколько это можно сказать объ общемъ зачаткѣ периферической нервной системы, также производитъ её отъ мозговой трубки (22). Только Гётте (23), въ противоположность мнѣніямъ названныхъ ученыхъ, производитъ общій зачатокъ спинныхъ нервовъ отъ глубокаго слоя расположеннаго надъ мозговой трубкой эпидерма. Въ эпидермоидальномъ происхожденіи нервовъ онъ усматриваетъ глубокій теоретическій смыслъ (l. c. S. 161), и связь ихъ съ мозговой трубкой по нему представляетъ вторичное явленіе.

Изъ моихъ личныхъ наблюденій надъ зародышами миноги, согласно съ вышеназванными авторами, я вывожу, что периферическая нервная система дифференцируется послѣ отдѣленія мозговой трубки отъ эпидерма и на счетъ ея элементовъ. Что касается подробностей процесса, то здѣсь нужны новыя изслѣдованія; во всякомъ случаѣ, въ періодъ образованія нервовъ разница между эпидермомъ и нервными элементами настолько значительна, что нѣтъ основанія для смѣшенія ихъ. За происхожденіе же зачатковъ нервовъ отъ мозговой трубки, помимо положенія ихъ и гистологическаго сходства, говоритъ также разрыхленность элементовъ въ спинной стѣнкѣ мозга, и не

только надъ щелевиднымъ центральнымъ каналомъ, но и ближе къ бокамъ, какъ это я наблюдалъ на поперечныхъ разрѣзахъ эмбріона въ 1,5 mm. длиной.

Такимъ образомъ, основныя данныя касательно развитія нервовъ у *Cyclostomi* находятся въ полномъ согласіи съ тѣмъ, что раньше представлено для *Selachii.*

Что касается костистыхъ рыбъ, то позднѣйшій изслѣдователь въ этой области, Геннеги (24), подтверждаетъ въ общемъ наблюденія Бальфура, Маршалла (первыя) и въ особенности Гоффмана (l. c. p. 548). Только онъ, по всему вѣроятію, ошибочно считаетъ первымъ появленіе слуховаго нерва или по крайней мѣрѣ его ганглія.

Сколько можно понять изъ его краткаго описанія, сначала по обѣимъ сторонамъ нервной оси (т. е. зачатка центральной нервной системы), появляются сверху ея небольшія клѣточныя массы, остающіяся здѣсь безъ развитія; онѣ образуютъ короткій клѣточный шнуръ по верху нервной системы и спускаются между ней и провертебрами. Дальше собственно онъ не изслѣдовалъ развитія нервовъ, но тѣмъ не менѣе полагаетъ, что они развиваются здѣсь также, какъ у *Plagiostomi*, съ той лишь разницей, что у *Teleostei* нервы начинаютъ образоваться уже тогда, когда нервная ось еще тѣсно соединена съ эктодермомъ, такъ что въ нѣкоторыхъ случаяхъ трудно опредѣлить, принадлежитъ ли нервный зачатокъ оси, или эктодерму. Въ этомъ обстоятельствѣ онъ усматриваетъ примиреніе между теоріями Бальфура и Гиса, а въ позднѣйшихъ работахъ Маршалла видитъ аргументъ въ пользу своего толкованія.

Мнѣ кажется, что такое мнѣніе Геннечи не имѣетъ за себя вѣскихъ аргументовъ. Несомнѣнно, что для полной ясности развитіе периферической нервной системы у *Teleostei* должно быть изслѣдовано вновь, но тѣ препараты, которые были въ моемъ распоряженіи (зародыши окуня) убѣждаютъ меня, что здѣсь также, какъ и у *Cyclostomi*, нѣтъ существенныхъ уклоненій отъ выше установленнаго типа, и что появленіе периферической нервной системы наблюдается послѣ обособленія

центральной отъ эктодерма. Въ общемъ, слѣдовательно, подтверждаются наблюденія Загемеля (19; Taf. II, f. 19, S. 24).

Мы имѣемъ указанія и относительно развитія периферической нервной системы у *Ganoidei*. Залепскій (25) приписываетъ заднимъ корешкамъ спинномозговыхъ нервовъ у стерляди происхожденіе изъ скелетороднаго слоя, т. е. изъ мезодерма. Хотя послѣ этого ученаго и не было новыхъ изслѣдованій въ той же области, къ утвержденію его нужно отнестись крайне осторожно, ибо, какъ видно изъ его рисунка (l. c. fig. 102), онъ имѣлъ дѣло съ поздними стадіями развитія; начальное же возникновеніе периферической нервной системы имъ не представлено. Мнѣ кажется, что теперь уже у всѣхъ позвоночныхъ можно считать для него исходнымъ моментомъ стадію, непосредственно слѣдующую за замыканіемъ нервной трубки, тогда какъ Залепскій настаиваетъ, что нервы впервые появляются въ то время, когда въ мозгу значительно обособилось бѣлое вещество.

Бирдъ (26) для *Lepidosteus osseus* указываетъ тотъ же способъ образованія нервовъ и гангліевъ, который былъ описанъ имъ для другихъ позвоночныхъ. Упоминая здѣсь объ этомъ, и не имѣя прямыхъ данныхъ для критики, я сошлюсь на прежде сдѣланный разборъ сочиненія Бирда (7), въ которомъ онъ подробно излагаетъ свои взгляды на этотъ предметъ.

У амфибій Гётте (27) производитъ ганглія съ прилегающими нервными стволами въ очень ранній періодъ изъ гистологически индифферентныхъ зачатковъ, тогда какъ периферическія ихъ продолженія развиваются не вслѣдствіе роста этихъ зачатковъ, а изъ интерстиціальной образовательной ткани, происходящей отъ различныхъ эмбріональныхъ образованій (l. c. S. 478). Видимо, подъ индифферентной и интерстиціальной тканями авторъ разумѣлъ мезодермическіе элементы. Въ настоящее время, какъ видно изъ послѣдующихъ работъ въ этой области, такой взглядъ имѣетъ только историческій интересъ, подобно взгляду Ремака (28).

Загемель (19; S. 26) у головастика зачатки нервовъ

производитъ изъ мозговой трубки послѣ отдѣленія ея отъ эктодерма и въ этомъ смыслѣ толкуетъ наблюденія Гётте.

Бедо (29) изслѣдовалъ развитіе нервовъ у тритоновъ. На третій день послѣ искуственнаго оплодотворенія изъ закрытой мозговой трубки на обѣ стороны появляются клѣточные выросты, не стоящіе въ связи съ эктодермомъ. Изъ нихъ развиваются нервные гангліи и задніе корешки.

Спенсеръ (30) производитъ нервы лягушки изъ глубокаго эпидермическаго (нервнаго) слоя.

По Джонсону и Шельдону (31) у тритона (*Tr. cristatus*) развитіе периферической нервной системы начинается появленіемъ нервной полоски по всей длинѣ тѣла. Спинные и черепные нервы выростаютъ изъ этой полоски. У лягушки въ раннюю стадію, вслѣдъ за замыканіемъ нервной трубки, также существуетъ нервная полоска.

Выше цитированныя изслѣдованія (7) Бирдъ распространилъ и на амфибіи. Наблюденія его надъ этой группой, повидимому, не были многочисленны и особенно убѣдительны и для него, такъ такъ онъ не приводитъ соотвѣтствующихъ рисунковъ; они совершенно противорѣчатъ одновременно почти публикованнымъ наблюденіямъ О. Шульце (32) надъ лягушкой, по которому спинные узлы происходятъ изъ периферическихъ частей мозговой пластинки.

Въ вопросѣ о начальной дифференцировкѣ периферической нервной системы, мы находимъ у Гуссе (10) довольно оригинальную точку зрѣнія. Онъ, подобно Спенсеру, связываетъ её съ двуслойностью эпибласта. Послѣдній въ типичномъ состояніи является однослойнымъ, за исключеніемъ нервной области, откуда нижній слой (neuroépithélium), разростаясь постепенно по бокамъ, даетъ начало спиннымъ корешкамъ черепныхъ и туловищныхъ нервовъ. Въ головѣ нейроэпителій распространяется быстрѣе, чѣмъ въ туловищѣ. Отдѣляясь отъ наружнаго слоя эпибласта, онъ образуетъ клѣточную полоску по краю замыкающейся нервной трубки, а пониже — также утолщеніе для черепныхъ ганглієвъ (l. c. fig. 31; gr., cg.). При замыканіи нервной трубки двѣ парныхъ нейроэпителіальныхъ

пластинки соединяются надъ нервной трубкой и образуютъ нервную полоску (l. c. fig. 34, гр.). Надъ отдѣлившимся нейроэпителіемъ эпибластъ остается нѣкоторое время однослойнымъ.

Общій нейроэпителіальный зачатокъ закладывается несегментированнымъ. Съ расчлененіемъ мезобласта наблюдается появленіе метамеризаціи и въ нервной системѣ (neurotomie), которая и вызываетъ расчлененіе нервной полоски (crête neurale). Въ головѣ, по отдѣленіи первичнаго зачатка корней черепныхъ нервовъ, по бокамъ остается утолщеніе нейроэпителія, которое по Гуссе даетъ матеріалъ для образованія черепныхъ гангліевъ. Такимъ образомъ эти послѣдніе первоначально составляютъ съ каждаго боку сплошные нерасчлененные зачатки, и обособленіе ихъ совершается впослѣдствіи: сначала общій зачатокъ раздѣляется на два, вмѣстѣ съ обособленіемъ передняго мозга; затѣмъ съ образованіемъ трехъ мозговыхъ пузырей—на три и болѣе, по мѣрѣ выраженія головной метамеріи и образованія отдѣльныхъ черепныхъ нервовъ. При этомъ Гуссе полагаетъ, что *ganglion ciliare* первоначально соединенъ съ обонятельнымъ узломъ (?) и что лишь вторично, впослѣдствіи соединяется съ тройничнымъ нервомъ. Въ дальнѣйшемъ развитіи, согласно съ Бирдомъ, Гуссе видитъ вторичные процессы развитія черепныхъ нервовъ.

Въ позднѣйшемъ изслѣдованіи Mc. Clure (33), изучавшій между прочимъ *Amblystoma punctatum*, приходитъ къ заключенію, что задніе корешки нервовъ образуются изъ наиболѣе выступающихъ частей нейромеровъ мозговой трубки.

Изъ приведенныхъ данныхъ такимъ образомъ явствуетъ, что большинство изслѣдователей (Загемель, Бедо, Джонсонъ и Шельдонъ, Шульце, Mc. Clure) производятъ периферическую нервную систему отъ центральной и, за исключеніемъ О. Шульце, уже послѣ обособленія ея отъ эктодерма. Что же касается воззрѣній Гуссе, то они имѣютъ болѣе теоретическій характеръ, чѣмъ представляютъ точное изображеніе наблюденныхъ имъ фактовъ. Одного взгляда на рисунки этого изслѣдователя достаточно, чтобъ убѣдиться, насколько онъ схематизировалъ свои представленія. Объяс-

неніе ихъ кроется въ смѣшеніи двухъ эмбріональныхъ процессовъ: дифференцировки эктодерма и периферической нервной системы, которые идутъ другъ отъ друга вполнѣ независимо. Позже нами будетъ указано, какъ нужно понимать данныя Гуссе относительно дифференцировки его нейроэпителія, а теперь замѣтимъ только, что наблюденія его, непосредственно относящіяся къ развитію периферической нервной системы, крайне неполны, въ силу чего и теоретическія его соображенія являются мало основательными.

Личныя мои наблюденія въ разбираемомъ вопросѣ сдѣланы надъ эмбріонами лягушки, жабы, тритона и преимущественно аксолотля. Я никогда не избралъ бы амфибій для окончательнаго рѣшенія такого тонкаго вопроса, какъ развитіе периферической нервной системы, настолько эмбріональные элементы этой группы животныхъ являются для опредѣленія гистологическихъ отношеній неудобными. Вотъ почему здѣсь, не гонясь за рѣшеніемъ вопроса по существу, естественнѣе отыскивать факты pro и contra схемы, установленной на другихъ, болѣе подходящихъ эмбріонахъ.

Руководясь этимъ, я вывелъ нижеслѣдующія заключенія. Привожу ихъ кратко, такъ какъ размѣры сочиненія не позволили мнѣ привести въ доказательство соотвѣтствующіе рисунки:

1. Дифференцировка краевъ нервной пластинки не представляетъ ничего, дающаго основаніе предполагать самостоятельный зачатокъ периферической нервной системы до полнаго обособленія центральной.

2. Замыканіе мозговой трубки начинается въ области средняго мозга, простирается впередъ до щелевиднаго нейропора и постепенно назадъ; когда въ головѣ произошло полное замыканіе, въ срединѣ тѣла эмбріона нервная трубка еще открыта.

3. При замыканіи утолщенный край эктодерма вдается въ нервную трубку, образуя потомъ надъ ней килевидное утолщеніе, какъ это было представлено у селахій. Рѣзкая пигментная линія отдѣляетъ эктодермъ отъ нервной трубки.

4. Послѣ замыканія нервной трубки и обособленія ея отъ

эктодерма, элементы ея со спинной стороны разрыхляются и даютъ начало периферической нервной системѣ, являющейся въ видѣ группы клѣтокъ между эктодермомъ и нервной трубкой (нервная полоска авторовъ). Увеличиваясь въ объемѣ, она спускается на бока мозга.

5. Изъ порядка замыканія мозговой трубки слѣдуетъ, что и периферическая нервная система амфибій дифференцируется въ порядкѣ спереди назадъ. Я ограничусь приведенными выводами, которые находятся въ полномъ согласіи съ выше высказанными нами взглядами.

Относительно рептилій, на которыхъ мои личныя наблюденія не простираются, я сошлюсь на Гоффмана (35; S. 1938), въ недавнее время сдѣлавшаго краткій сводъ изслѣдованій по образованію периферической нервной системы этого класса. Согласно съ Загемелемъ (19), нервный зачатокъ ея онъ представляетъ въ видѣ нервной полоски, которая простирается до самаго передняго отдѣла головы и въ мѣстѣ своего начальнаго развитія появляется еще до полнаго закрытія мозговой трубки и обособленія ея отъ эктодерма. Мозговая трубка между глазными пузырями еще открыта; края ея переходятъ въ утолщенный эктодермъ; здѣсь то замѣчается первый зачатокъ нервной полоски, которая находится въ связи настолько же съ эктодермомъ, насколько и съ нервной трубкой. Назадъ полоска тянется пока на незначительное протяженіе; нервная трубка здѣсь уже замкнута, и нервная полоска образуется тутъ изъ спинной ея стѣнки и такимъ образомъ постепенно дифференцируется въ направленіи къ хвосту.

Представленная Гоффманомъ картина во многомъ напоминаетъ способъ развитія периферической нервной системы у птицъ, въ виду чего оцѣнку ея мы дадимъ потомъ.

Выше, въ описаніи замыканія нервной трубки, мы отчасти сдѣлали характеристику послѣднихъ изслѣдованій надъ образованіемъ периферической нервной системы у цыпленка. Представляя совершенно иначе замыканіе нервной трубки, мы тѣмъ самымъ отрицаемъ значительную часть общихъ воззрѣній Бирда (7), Головина (8), Гольдберга (9) и Сентъ-Илера (11).

Не имѣя возможности изложить здѣсь личныя наблюденія надъ цыпленкомъ въ надлежащей полнотѣ, я сначала приведу въ пользу своихъ взглядовъ нѣкоторыя литературныя данныя.

Какъ легко можно убѣдиться изъ прекрасныхъ рисунковъ Дюваля (36; fig. 73 и 89), замыканіе нервной трубки начивается въ области будущаго средняго мозга; равнымъ образомъ, первые зачатки периферической нервной системы видны уже, между тѣмъ какъ полнаго замыканія нервной трубки еще не наступило (l. c. fig. 214, 215). Изъ положенія представленныхъ на указанныхъ фигурахъ разрѣзовъ видно, что (fig. 211) послѣ 25 часовъ насиживанія эти зачатки находятся въ области втораго и третьяго мозговаго пузыря.

На 26-й часъ насиживанія зачатокъ периферической нервной системы имѣетъ значительное протяженіе (fig. 228 —233), захватывая и средній, и задній мозгъ, между тѣмъ какъ центральный каналъ еще открытъ въ видѣ щели. На 27-й часъ (fig. 234) края нервной трубки впервые сходятся для сростанія (fig. 240, 243), а зачатокъ периферической нервной системы простирается назадъ ниже пятаго сомита, которыхъ всего ясно видно восемь (fig. 244).

Послѣ 29 часовъ насиживанія (fig. 89, 251, 261) мозговая трубка замкнута въ областяхъ средняго и задняго мозга. Передній конецъ нервной полоски (fig. 255) лежитъ между отдѣлившимися другъ отъ друга эктодермомъ и среднимъ мозгомъ; назадъ она едва заходитъ на спинной мозгъ (fig. 260).

У цыпленка (fig. 93, 268, 269) съ 14 сомитами (33 часа) нервная полоска видна назадъ до 6-го сомита включительно, и здѣсь (fig. 278) она лежитъ уже подъ эктодермомъ и въ связи съ нервной трубкой. Далѣе назадъ (fig. 279 и слѣд.) нѣтъ и слѣда ея, тогда какъ нервная трубка замкнута и обособилась отъ эктодерма на значительномъ протяженіи (fig. 280). Несомнѣнно однакожъ, что и здѣсь со временемъ будетъ нервная полоска, и появленіе ея въ этомъ случаѣ всецѣло должно быть отнесено на счетъ дифференцировки стѣнки нервной трубки.

Изъ приведенныхъ данныхъ явствуетъ, что у цыпленка

зачатокъ периферической нервной системы, въ головной части по крайней мѣрѣ, появляется прежде обособленія мозговой трубки отъ эктодерма. Такимъ образомъ подтверждаются — въ общемъ — вторичныя наблюденія Маршалла (6).

Мои наблюденія ближе подходятъ къ даннымъ Маршалла, чѣмъ Дюваля, и приводятъ меня къ слѣдующимъ заключеніямъ:

1. Въ *головѣ* дифференцировка зачатковъ периферической нервной системы совершается раньше закрытія мозговой трубки и обособленія ея отъ эктодерма, приблизительно въ стадію съ семью сомитами.

2. При замыканіи мозговой трубки эти зачатки какъ разъ приходятся въ промежуткѣ между ней и эктодермомъ, и изображенія, данныя Маршалломъ, вполнѣ соотвѣтствуютъ дѣйствительности (6; Pl. II, ff. 1, 3, 5 etc.).

3. Прежде всего при замыканіи обособляется эктодермъ, который всегда рѣзкой линіей отдѣленъ отъ замыкающейся нервной трубки съ нетеряющимъ съ ней связи парнымъ зачаткомъ гангліозной полоски.

Такъ происходитъ это образованіе въ головѣ; въ туловищѣ же, особенно въ средней и задней части его, процессъ упрощается и въ типѣ возвращается къ установленной нами схемѣ, такъ что общія заключенія относительно развитія нервовъ цыпленка могутъ быть закончены такимъ образомъ:

4. Въ *туловищѣ* края замыкающейся нервной трубки не представляютъ никакой спеціальной дифференцировки; при замыканіи одновременно сростаются какъ края эктодерма, такъ и края мозговой трубки и рѣзкой линіей отдѣляются другъ отъ друга; между ними нѣтъ въ этотъ моментъ ничего, что бы могло быть сочтено за начало нервовъ.

5. Гангліозная полоска головы, обособившаяся раньше полнаго замыканія мозговой трубки, но не прерывающая съ ней связи, уже въ заднемъ мозгу является тѣсно связанной съ спинной стѣнкой мозговой трубки и въ дальнѣйшемъ ростѣ назадъ, въ спинномъ мозгу, дифференцируется на счетъ ея. При этомъ

основныя черты ея развитія совершенно согласны съ образованіемъ гангліозной полоски у селахій.

Такимъ образомъ представленная мною картина вполнѣ сходна съ данными Гоффмана для рептилій (35), почему мы и можемъ считать образованіе периферической нервной системы однороднымъ для всѣхъ *Sauropsida*. Какимъ же образомъ, однако, примирить его съ общей схемой, данной нами раньше, и удовлетворительной для *Ichthyopsida?*

Объясненіе, мнѣ кажется, кроется въ общихъ особенностяхъ развитія группы *Sauropsida*, вызываемыхъ обиліемъ желтка въ ихъ яицахъ.

Относительно образованія нервной системы здѣсь вполнѣ приложимо вышеприведенное нами соображеніе, что одинъ эмбріональный процессъ, по общему порядку развитія болѣе ранній, можетъ быть не оконченъ, какъ рядомъ и одновременно съ нимъ начинается другой, выражающій уже послѣдующее развитіе.

Изъ развитія селахій ясно, что образованіе центральной нервной системы предшествуетъ образованію периферической. Послѣдняя дифференцируется изъ того мѣста первой, гдѣ произошло сростаніе краевъ мозговой трубки, такъ что въ болѣе раннія стадіи края мозговой пластинки, не представляя особой морфологической дифференцировки, уже опредѣляютъ мѣсто будущихъ зачатковъ периферической нервной системы. Это представленіе разъ навсегда устанавливаетъ генетическую зависимость ея отъ центральной. Но основныя черты развитія могутъ видоизмѣняться въ отдѣльныхъ группахъ второстепенными подробностями.

Очевидно, что у *Sauropsida* дифференцировка периферической нервной системы въ головѣ начинается прежде полнаго обособленія центральной; это и есть вторичное явленіе, не нарушающее общаго плана, такъ какъ въ туловищѣ сохранились первоначальныя отношенія. Въ дальнѣйшемъ развитіи между эктодермомъ и всей нервной системой (центральной и зачаткомъ периферической) сразу устанавливается та рѣзкая граница, которая всякую новую связь между ними заставляетъ

считать явленіемъ вторичнымъ и генетически не оправдываемымъ.

Такимъ образомъ, признавая вѣрность большей части наблюденій Маршалла, Гоффмана и др., мы тѣмъ не менѣе толкуемъ ихъ иначе и считаемъ, что всегда и вездѣ периферическая нервная система позвоночныхъ генетически связана съ центральной: послѣ обособленія ея отъ эктодерма, какъ это ясно для селахій и, какъ мы принимаемъ, для всѣхъ *Ichthyopsida*, или до него, какъ полагаетъ напр. О. Шульце (32) для амфибій, и какъ это обнаруживается въ головѣ у *Sauropsida*.

Это объясненіе показываетъ, насколько неудобно было брать для общаго рѣшенія вопроса развитіе цыпленка, и почему однородные факты для различныхъ авторовъ дали поводъ къ различнымъ толкованіямъ.

Кажущаяся независимость зачатковъ периферической нервной системы отъ центральной у цыпленка дала основаніе развиться ученію о самостоятельной дифференцировкѣ ея изъ эктодерма, и явленіе вторичнаго характера было принято за первоначальныя отношенія. Основныя въ этомъ направленіи наблюденія Гиса (5) получили развитіе и разнообразныя толкованія въ работахъ позднѣйшихъ авторовъ которые въ большинствѣ случаевъ настаиваютъ на полной самостоятельности гангліозной полоски отъ мозга. Съ нашей точки зрѣнія, еслибы такой фактъ и наблюдался внѣ сомнѣнія, онъ не вредитъ цѣлости представленія, ибо онъ въ такомъ случаѣ будетъ только дальнѣйшимъ развитіемъ разъ опредѣлившихся уклоненій. Если возможно допустить отдѣленіе периферической нервной системы отъ зачатка центральной до полнаго обособленія послѣдней изъ эктодерма, то возможно и самостоятельное возникновеніе ихъ изъ того участка эктодерма, который нормально долженъ бы былъ дать сначала общій зачатокъ для всей нервной системы.

Чтобы закончить литературный очеркъ начальнаго развитія нервовъ, нужно сказать о развитіи ихъ у *Mammalia*. Прежде всего здѣсь должны быть указаны наблюденія Гензена (37),

который согласно съ Бальфуромъ производитъ у млекопитающихъ периферическую нервную систему изъ нервной трубки (l. c. S. 378). Такъ же представляетъ развитіе ея Загемель (19; S. 30).

Гисъ, сдѣлавшій въ послѣднее время такъ много наблюденій надъ человѣческими зародышами ранняго возраста, держится по существу прежнихъ своихъ взглядовъ (38; S. 506), нѣсколько видоизмѣняя ихъ теоріей происхожденія гангліобластовъ (14), о которыхъ, равно какъ и изслѣдованіяхъ Ленгосека (13), уже было сказано раньше. Кіаруджи подтверждаетъ существованіе *Zwischenrinne* Гиса у млекопитающихъ, но находитъ, что это образованіе не имѣетъ ничего общаго съ спинными узлами (39). Въ общемъ, очевидно, *Mammalia* въ данномъ вопросѣ изучены крайне недостаточно. Тѣмъ не менѣе, опираясь на свидѣтельство Гензена и Загемеля съ одной стороны, и толкуя воззрѣнія Гиса въ выше указанномъ смыслѣ, мы не найдемъ у нихъ противорѣчія съ принимаемымъ нами общимъ представленіемъ о развитіи периферической нервной системы.

Сопоставляя общія заключенія, выработанныя съ одной стороны для *Ichthyopsida*, а съ другой—для *Sauropsida* и *Mammalia*, можно представить основныя черты начальной дифференцировки периферической нервной системы позвоночныхъ такимъ образомъ: 1) она дифференцируется въ зависимости отъ зачатка центральной; 2) эктодермъ самъ по себѣ участія въ ея образованіи не принимаетъ; 3) въ туловищѣ, при развитіи спинныхъ нервовъ, сохранились первичныя отношенія у всѣхъ позвоночныхъ; 4) для всей периферической нервной системы существуетъ общій, постепенно развивающійся зачатокъ; появляясь раньше спереди, онъ претерпѣваетъ здѣсь расчлененіе прежде, чѣмъ въ задней части онъ будетъ замѣченъ; 5) селахіи представляютъ первичныя отношенія; насколько выше указанное для нихъ расчлененіе имѣетъ мѣсто для другихъ позвоночныхъ, покажутъ будущія изслѣдованія.

ЧАСТЬ ВТОРАЯ.

Образованіе отдѣльныхъ нервныхъ группъ и ихъ значеніе.

Выше изложенныя подробности являются необходимыми, чтобы установить исходную точку зрѣнія на образованіе периферической нервной системы позвоночныхъ. Перейдемъ теперь къ изученію дальнѣйшаго развитія ея зачатка.

Говоря объ этомъ зачаткѣ у селахій, мы указали тогда же на существенныя черты его расчлененія, въ которомъ и заключается первый шагъ развитія нервовъ со всѣми ихъ составными частями. Мы не находимъ возможнымъ отождествлять этотъ процессъ исключительно съ образованіемъ гангліевъ; одновременно съ ними въ каждомъ обособившемся отдѣлѣ нервной или гангліозной полоски образуются и нервные корешки, и периферическіе нервы. Объ отдѣльныхъ гангліяхъ можно говорить только съ наступленіемъ спеціальной гистологической дифференцировки.

Первоначальное расчлененіе зачатка периферической нервной системы несетъ общій характеръ и имѣетъ результатомъ появленіе нервныхъ группъ, изъ которыхъ каждая дальше дифференцируется на свой манеръ. Имѣя въ виду исключительно селахій, мы выдѣляемъ въ послѣдовательномъ порядкѣ пять первичныхъ нервныхъ группъ:

I. Передняя нервная группа, лежащая впереди тройничнаго нерва.

II. Группа тройничнаго нерва (*nervi trigemini*).
III. Группа лицеваго нерва (*nervi facialis*).
IV. Группа блуждающаго нерва (*nervi vagi*).
V. Группа спинно-мозговыхъ нервовъ.

Судьбу каждой изъ этихъ группъ мы прослѣдимъ въ отдѣльности.

I.

Передняя нервная группа.

Названная группа можетъ быть выдѣлена главнымъ образомъ благодаря послѣднему изслѣдованію Дорна (17). Онъ собралъ всѣ косвенныя и прямыя литературныя указанія на нее у прежнихъ авторовъ (l. c. S, 350—353), и мнѣ нѣтъ надобности дѣлать это снова. Пополняя данныя Маршалла и особенно Ванъ-Вейе, Дорнъ утверждаетъ, что изъ передней части гангліозной полоски происходятъ не два выроста, какъ полагаетъ Ванъ-Вейе (15; S. 20), а *три*, изъ которыхъ передній занимаетъ мѣсто впереди собственно зачатаго *trigemini*. Этотъ самый передній отдѣлъ зачатка периферической нервной системы, простирающійся до нейропора, и представляетъ нервную группу, на которой мы останавливаемъ теперь наше вниманіе. Косвенное указаніе на нее есть и у Кащенко (3; S. 464). Дорнъ однакожъ далъ краткое и слишкомъ поверхностное ея описаніе, въ которомъ онъ, повидимому, смѣшиваетъ ее съ тѣмъ отдѣломъ зачатка группы тройничнаго нерва, изъ котораго Рабль (18; S. 221) производитъ *trochlearis* и *oculomotorius*. Вотъ почему въ моихъ предварительныхъ сообщеніяхъ (12; 40) о переднемъ головномъ отдѣлѣ периферической нервной системы позвоночныхъ я считалъ его отличнымъ отъ описаннаго Дорномъ гангліознаго зачатка и лежащимъ впереди его. Для уясненія вопроса необходимо здѣсь сопоставить наблюденія Ванъ-Вейе, Рабля и Дорна.

По Ванъ-Вейе (15; S. 20) зачатокъ тройничнаго нерва очень широкъ. Изъ отдѣла нервной полоски впереди лицеваго нерва отходятъ два выроста, изъ которыхъ одинъ лежитъ не-

редъ вторымъ сомитомъ, а другой находится на его задней и наружной сторонѣ. Нервная полоска исчезаетъ спереди назадъ, въ силу чего передній выростъ *trigemini* приближается къ заднему и мѣняетъ свое первоначально вертикальное направленіе въ горизонтальное надъ верхней стѣнкой втораго сомита, при чемъ онъ теряетъ связь съ среднимъ мозгомъ и вмѣстѣ съ заднимъ выростомъ выходитъ изъ передняго конца задняго мозга.

Рабль (18; S. 221) исправляетъ Ванъ-Вейе въ томъ отношеніи, что передній, съ среднимъ мозгомъ связанный, край пластинки, заключающей по его предположенію зачатокъ не только *trigemini*, но и *trochlearis*, и *oculomotorii*, остается сначала въ формѣ мощнаго шнура, а потомъ въ видѣ необыкновенно тонкой, изъ одного ряда клѣтокъ состоящей, нити, связующейся съ тѣмъ отдѣломъ пластинки *trigemini*, который позже превращается въ *ganglion ciliare*. По мнѣнію Рабля эта нить можетъ быть поставлена въ генетическую связь съ *nn. oculomotorius* и *trochlearis*. Такимъ образомъ, переднему выросту пластинки тройничнаго нерва, изъ котораго произошла эта нить, онъ даетъ совершенно другое значеніе, чѣмъ Ванъ-Вейе, который, видимо, производитъ изъ него *ramus ophthalmicus profundus*.

Дорнъ (16; S. 61), критикуя Рабля, приписываетъ мощному клѣточному шнуру, превращающемуся въ тонкую клѣточную нить, связующуюся съ будущимъ *ganglion ciliare*, другое значеніе. Онъ считаетъ вмѣстѣ съ Раблемъ,—и въ этомъ его ошибка,—клѣточную массу, изъ которой состоитъ этотъ шнуръ, за самую переднюю часть гангліозной полоски. Она, по его мнѣнію, ничѣмъ не отличается отъ другихъ частей гангліозной полоски, ни отъ обоихъ изъ нея образующихся гангліевъ *trigemini* (*g. ciliare* и *g. Gasseri*). Изъ нея (aus dieser Partie der Trigeminusplatte) образуется также ганглій, не у всѣхъ селахій съ полной ясностію обнаруживаемый; онъ очень ясенъ у эмбріоновъ *Torpedo* въ 4—6 mm длиной и легко наблюдается между эктодермомъ и нервной трубкой на уровнѣ средняго мозга. Относительно происхожденія этого ганглія не

остается никакого сомнѣнія изъ дальнѣйшаго изложенія Дорна, гдѣ онъ указываетъ на свои прежнія попытки связать его съ *trochlearis.*

Нѣсколько позже Дорнъ (17; S. 350—354), излагая новыя данныя для метамеріи головныхъ нервовъ, слѣдующимъ образомъ пополняетъ наблюденія Ванъ-Вейе. Изъ передняго отдѣла гангліозной полоски (въ области тройничнаго нерва) выходятъ не два (какъ описалъ Ванъ-Вейе), а *три* выроста, изъ которыхъ первый (вновь открытый Дорномъ) лежитъ еще впередъ отъ циліарнаго выроста (Ciliarisauswuchs) и образуется изъ самаго передняго отдѣла гангліозной полоски.

Отсутствіе рисунковъ не позволяетъ составить надлежащаго представленія о фактахъ, лежащихъ въ основѣ изложенія Дорна; сопоставленіе же выше приведенныхъ литературныхъ данныхъ приводитъ къ слѣдующему заключенію. Ciliaris auswuchs Дорна, очевидно, соотвѣтствуетъ переднему выросту Ванъ-Вейе. Съ другой стороны, клѣточная масса и клѣточный шнуръ Рабля цѣликомъ несомнѣнно соотвѣтствуютъ этому переднему выросту Ванъ-Вейе въ начальномъ его видѣ. Между тѣмъ и сначала (16), и потомъ (17; S. 353), Дорнъ считаетъ названные элементы Рабля, стоящіе въ предполагаемой генетической связи съ *trochlearis* и *oculomotorius*, за вновь открытый имъ преходящій ганглій, представляющій продуктъ самаго передняго отдѣла гангліозной полоски.

Видимо здѣсь является противорѣчіе: или вышеописанный третій выростъ пластинки тройничнаго нерва (потомъ передній ганглій Дорна) долженъ быть тождественъ съ элементами Рабля, а слѣдовательно и съ переднимъ выростомъ Ванъ-Вейе въ начальной формѣ; или же онъ, появляясь впереди выроста Ванъ-Вейе, ничего общаго ни съ нимъ, ни съ элементами Рабля не имѣетъ, чему противорѣчитъ свидѣтельство самого автора.

Изучая внимательно цитированные здѣсь источники, я прихожу къ слѣдующему заключенію: Дорнъ, описывая свой *третій* выростъ изъ самаго передняго отдѣла гангліозной полоски, по всему вѣроятію, имѣлъ дѣло съ тѣмъ эмбріо-

пальнымъ отдѣломъ периферической нервной системы, который мы имѣемъ въ виду, какъ переднюю нервную группу; но въ дальнѣйшемъ изложеніи, отождествляя его съ элементами Рабля, несомнѣнно смѣшалъ её съ переднимъ выростомъ Ванъ-Вейе въ начальной формѣ.

Если Рабль дополнилъ наблюденія этого автора, показавъ, что его передній выростъ пластинки *trigemini* остается въ видѣ шнура, стоящаго въ предполагаемомъ родствѣ съ *trochlearis* и *oculomotorius*, то Дорнъ въ свою очередь дополнилъ наблюденія Рабля въ томъ смыслѣ, что на мѣстѣ центральнаго конца этого шнура впослѣдствіи наблюдаются ганглієвидныя образованія. Каково ихъ происхожденіе и значеніе, будетъ показано впослѣдствіи при изученіи группы тройничнаго нерва, а теперь мы отмѣтимъ только тотъ фактъ, что передній ганглій Дорна происходитъ не изъ самаго крайняго конца ганглiозной полоски, а изъ передняго отдѣла зачатка группы *trigemini*, и что онъ къ передней нервной группѣ генетическаго отношенія не имѣетъ. Послѣдняя, такимъ образомъ, если и была Дорномъ или кѣмъ либо замѣчена раньше, оставалась не изученной и одновременно описана мною (12; 40) и съ другой точки зрѣнія Юліей Плэтъ (41). Статья этого автора появилась нѣсколькими днями раньше моего перваго заявленія объ этомъ отдѣлѣ нервной системы (12), но стала мнѣ извѣстной уже послѣ моего втораго сообщенія (40); при этомъ наши наблюденія были сдѣланы надъ различными объэктами: она изучала *Acanthias*, нѣсколько позже изученныхъ также и мной независимо отъ ея публикаціи, я — скатовъ (*Rajides*).

Изслѣдованіе Плэтъ очень оригинально и заслуживаетъ спеціальнаго обсужденія, которое въ настоящей работѣ можетъ быть сдѣлано только отчасти. Что-же касается имѣющейся нами въ виду передней нервной группы, то она представляетъ её такъ (41; S. 259): впереди отъ общаго зачатка *trigemini* и *trochlearis*, и отдѣляясь отъ него пузыремъ средняго мозга, отъ neural crest въ области задняго края нейропора растетъ полоска клѣтокъ, которая тянется по стѣнкѣ мозга и оканчивается

въ зачаткѣ, преформирующемъ *g. ciliare*, встрѣчаясь здѣсь съ периферическимъ концомъ зачатка *trigemini* и *trochlearis*.

Полоска эта потомъ раздѣляется на два нерва, изъ которыхъ передній представляетъ *n. olfactorius*, а задній — *thalamicus*; она соотвѣтствуетъ нашей передней первной группѣ.

Перехожу къ личнымъ моимъ наблюденіямъ.

Какъ видно изъ рисунковъ таблицъ I (*fig. 1 — 4*) и VII (*fig. 25 — 29*), передній отдѣлъ нервной полоски обособленъ въ большинствѣ случаевъ слабо, что и было причиной, почему онъ или совсѣмъ ускользалъ отъ наблюденій, или былъ относимъ къ общему зачатку тройничнаго нерва. Будучи представленъ малымъ количествомъ элементовъ, онъ обращаетъ на себя вниманіе своимъ протяженіемъ впередъ, при чемъ скоро становится очевиднымъ, что онъ уже не войдетъ въ составъ группы *trigemini* (Табл. I, *fig. 2* и *3*; Табл. VII, *fig. 26—28, 1*).

Только на одномъ эмбріонѣ съ двумя висцеральными мѣшками (*Raja sp.?*; Табл. VII, *fig. 26*) удалось мнѣ наблюдать весьма рѣзкое обособленіе передней (I) нервной группы. Головной мозгъ этого эмбріона вообще представлялъ нѣкоторыя уклоненія отъ нормальнаго типа; такъ, у него оказался сильно развитымъ *epiphysis;* въ развитіи обѣихъ половинъ наблюдается ассиметрія и т. д. Конечно, ненормальности эти должны имѣться въ виду, но онѣ, хотя бы и были единичны, хотя бы въ число ихъ должно быть отнесено своеобразное развитіе нервовъ, заслуживаютъ вниманія, какъ возможное выраженіе возвращенія къ утраченному типу. Одна изъ самыхъ странныхъ особенностей его заключается въ томъ, что въ передней части головы эпидермъ образуетъ своеобразную складчатость, особенно справа; равнымъ образомъ, мозговая трубка спереди, по сторонамъ спиннаго шва, представляетъ полые выступы, отъ которыхъ собственно и беретъ начало периферическая нервная система этого отдѣла. Далѣе назадъ нервная полоска представляетъ обычный эмбріональный характеръ, т. е. спинная стѣнка мозговой трубки тонка, элементы ея расположены рыхло и въ непрерывной связи съ лежащими надъ ними и по бокамъ мозга. Наблюдается также описанный раньше выступъ внутрь мозго-

вой полости. Достойно замѣчанія, что выступы мозговой трубки приходятъ въ тѣсное соприкосновеніе съ эпидермическими складками; равно какъ при началѣ нервной полоски клѣтки мозговой трубки обнаруживаютъ такое расположеніе, какъ будто первая образовалась изъ складки второй.

Ясно выраженный и обособленный надъ глазными выступами передній нервный отдѣлъ съ зачатками *trigemini* находится въ связи при помощи группы разсѣянныхъ клѣтокъ, занимающихъ по спинному шву широкое пространство, отдѣляющее первую группу отъ второй. Что касается гистологическаго характера его, то группа клѣтокъ, его составляющихъ, имѣетъ вполнѣ характеръ эмбріональнаго нервнаго узла, или, лучше сказать, имѣетъ такое же строеніе, какъ и зачатки будущихъ гангліевъ тройничнаго и другихъ нервовъ. Всѣ элементы приблизительно одинаковы и только въ периферическихъ частяхъ они лежатъ болѣе рыхло, чѣмъ въ центрѣ. Связь съ мозгомъ существуетъ еще по всему спинному шву, какъ въ заднемъ отдѣлѣ, такъ и въ переднемъ.

У эмбріона, изображеннаго на *fig. 2*, Табл. I, передній нервный отдѣлъ выраженъ весьма значительно и представляетъ почти вполнѣ обособленное образованіе. Занимая съ каждаго боку пространство между эктодермомъ и глазными выступами, въ нижнемъ отдѣлѣ онъ состоитъ изъ компактной кучки клѣтокъ, сверху же связанъ съ нервной трубкой разрыхленными клѣтками. (Таб. IV, *fig. 1, c*). Въ общемъ гистологическій характеръ тотъ же, что и у вышеописаннаго эмбріона. Въ такомъ видѣ передняя нервная группа представляетъ почти высшую степень развитія, которую мнѣ удалось наблюдать у скатовъ, ибо уже въ незначительно болѣе позднемъ возрастѣ (Табл. VII, *fig. 28*) онъ развитъ замѣтно слабѣе. Здѣсь онъ, какъ это можно видѣть на разрѣзѣ, часть котораго изображена на *fig. 39*, Табл. IV, состоитъ изъ тонкихъ пластинокъ въ два ряда клѣтокъ съ той и другой стороны; гангліозный характеръ подмѣтить трудно, и связь съ мозгомъ слаба.

Въ дальнѣйшемъ развитіи (Табл. I, *fig. 3*) въ передней нервной группѣ можно наблюдать слѣдующія образованія:

узенькую группу клѣтокъ на разрѣзѣ чрезъ передній край глазныхъ выступовъ [1]); назадъ эта группа дѣлается объемистѣе и занимаетъ пространство надъ глазными пузырями, представляя съ каждой стороны въ разрѣзѣ овалъ (Табл. VII, *fig. 15*); на уровнѣ задняго края глазнаго пузыря элементы овала дѣлаются рыхлѣе и связуются со спинной стѣнкой мозга отдѣльными клѣтками: связь эта наблюдается приблизительно на десяти разрѣзахъ; затѣмъ описываемый клѣточный комплексъ дѣлается значительно меньше и позади глазнаго пузыря вступаетъ въ соединеніе съ зачаткомъ тройничнаго нерва. Очевидно, слѣдовательно, что, съ одной стороны, мы здѣсь имѣемъ дѣло съ подвергшимся уже обратному развитію переднимъ нервнымъ отдѣломъ, а съ другой, съ образованіемъ той части зачатка тройничнаго нерва, изъ которой затѣмъ разовьется *ganglion ciliare*. Гдѣ начинается одинъ и гдѣ кончается другая, на изучаемой серіи препаратовъ рѣшить трудно. Сходную картину можно наблюдать у *Raja clavata* на 16-й день развитія (Табл. VII, *fig. 29, I*). Во всякомъ случаѣ имѣющаяся здѣсь на лицо связь должна быть разсматриваема какъ явленіе *вторичное*, такъ какъ въ болѣе ранній періодъ развитія глазнаго отростка (для образованія впослѣдствіи *g. ciliare*) не наблюдалось (Табл. I, *fig. 2*; Табл. VII, *fig. 28*). У эмбріона ската (*Raja sp?*, на 19-й день) съ четыремя висцеральными мѣшками и обособившейся слуховой ямкой нервная группа впереди тройничнаго нерва выражена еще слабѣе. Какъ видно изъ серіи разрѣзовъ, сдѣланныхъ изъ эмбріона, представленнаго на *fig. 4*, Табл. I, въ указанномъ тамъ направленіи, съ боковъ мозга и отъ спиннаго шва, тотчасъ за *epiphysis*, наблюдаются тонкіе клѣточные шнуры въ направленіи къ глазному пузырю; они могутъ быть замѣчены на девяти крайнихъ разрѣзахъ и затѣмъ безслѣдно пропадаютъ; только по спинному шву иногда попадаются отдѣльныя клѣтки даже до разрѣзовъ, захватывающихъ глаза. Связи между описываемыми образованіями и зачаткомъ тройничнаго нерва не наблюдается. Естественно, конечно, предпо

---

[1]) Направленіе разрѣзовъ указано на *fig. 3*, Табл. I.

ложить, что образованія эти относятся къ мезодерму, такъ какъ элементы ихъ не имѣютъ ничего характернаго. Но противъ этого можетъ быть представлено возраженіемъ то обстоятельство, что они лежатъ обособлено, что мезодермъ въ данную стадію еще не распространился настолько впередъ, и что, по положенію своему и группировкѣ около нервной трубки, они вполнѣ соотвѣтствуютъ переднему отдѣлу нервной полоски. Только характеръ разрѣзовъ изучаемой серіи не позволилъ высказаться категорически въ данномъ вопросѣ. Нѣчто подобное можно видѣть и у зародыша, изображеннаго на *fig. 5*, Табл. I.

У болѣе взрослыхъ эмбріоновъ обоихъ изученныхъ мною видовъ ската уже больше не наблюдается никакихъ остатковъ нервной полоски позади *epiphysis*. Такимъ образомъ, самый передній конецъ ея, выдѣлившись въ отдѣльную группу въ началѣ образованія третьяго висцеральнаго мѣшка (Табл. VII, *fig. 26*, *27;* Табл. I, *fig. 2*), образовавши надъ глазными выступами ганглієвидныя вздутія, въ дальнѣйшемъ развитіи подвергается обратному развитію; на мѣстѣ его замѣчается сначала небольшая группа клѣтокъ (Табл. I, *fig. 3*, *4*), которая затѣмъ исчезаетъ безслѣдно, а вмѣстѣ съ нею пропадаетъ и вся нервная группа, имѣющая такимъ образомъ чисто преходящее значеніе.

Въ такой формѣ мои наблюденія существенно отличаются отъ данныхъ Рабля и Дорна и въ дѣйствительности дополняютъ ихъ. Они уклоняются также и отъ данныхъ Плэтъ, такъ какъ связь описываемаго отдѣла съ *g. ciliare* если и существуетъ у скатовъ, то является вторичной. Равнымъ образомъ я нахожу пока мало данныхъ ставить въ генетическую связь съ этой группой *n. olfactorius*. Какъ указано было выше, независимо отъ Плэтъ я наблюдалъ переднюю нервную группу и у *Acanthias vulgaris* (40). У эмбріоновъ названной акулы, въ 6—10 mm. длиной, образованіе это является нѣсколько въ другомъ видѣ, чѣмъ было описано нами для скатовъ. Тогда какъ тамъ мы имѣли дѣло съ группой рыхло лежащихъ клѣтокъ, здѣсь мы наблюдаемъ ганглієвидное образованіе, но

природѣ своей очень похожее на дорновскій передній ганглій. Видимо, оно представляетъ болѣе позднюю стадію развитія [1]).

Въ большинствѣ случаевъ оно является съ того и другого бока въ видѣ неравномѣрнаго клѣточнаго шнура, одинъ конецъ котораго прилегаетъ къ срединной спинной линіи мозга какъ разъ въ мѣстѣ образованія *epiphysis*, другой же, прямо или изгибаясь, направляется къ глазу, уклоняясь болѣе впередъ, чѣмъ назадъ. Съ обѣихъ сторонъ головы описываемое образованіе развито обыкновенно несимметрично; такъ, представляя съ одного боку шнуръ на всемъ протяженіи между глазомъ и срединной спинной линіей, — съ другого оно выражено только плотнымъ клѣточнымъ островкомъ, свободно лежащимъ между мозгомъ и кожей (эмбріонъ 10 mm. длины). Иногда оно видно только съ одной стороны (эмбріонъ 7mm. длиной). На разрѣзахъ оно представляетъ обычный характеръ эмбріональнаго нервнаго зачатка, т. е. группу въ 1 — 7 клѣтокъ, лежащихъ въ тѣсномъ соприкосновеніи съ мозгомъ.

Такимъ образомъ ясно, что указанный нами передній головной отдѣлъ периферической системы позвоночныхъ существуетъ во всей группѣ селахій, являясь однако уцѣлѣвшимъ только у нѣкоторыхъ представителей и въ каждомъ отдѣльномъ случаѣ на разныхъ степеняхъ развитія, какъ мы видѣли у *Raja* и *Acanthias*.

Что касается морфологическаго значенія этого отдѣла, то этотъ вопросъ пока остается вполнѣ не выясненнымъ.

Въ виду несогласія наблюденій моихъ съ данными Плэтъ, я не могу непосредственно присоединиться къ мнѣнію этого автора относительно существованія впереди группы тройничнаго нерва особаго нерва (*thalamicus*), который имѣетъ своимъ нервнымъ узломъ *g. ciliare* и который, по ея мнѣнію, является первичнымъ или спиннымъ корнемъ *n. oculomotorii.*

---

[1]) Такъ какъ таблицы настоящей работы уже литографировались, когда сдѣланы были мои наблюденія надъ *Acanthias*, то я не имѣлъ возможности представить здѣсь дополнительные рисунки описываемыхъ зародышей.

II.

Група тройничнаго нерва.

Выше, по поводу передней группы, нами приведены уже были основные факты, которые сообщаютъ намъ касательно первоначальнаго развитія *nervi trigemini* Ванъ-Вейе (15; S. 20), Рабль (18; S. 221) и Дорнъ (16; 17,—S. 351).

Изъ приведенныхъ ими данныхъ ясно, что тотъ отдѣлъ ганглiозной полоски, который прежде описывался, какъ первый зачатокъ тройничнаго нерва, въ сущности представляетъ сложное образованіе и дастъ начало не одной только парѣ черепныхъ нервовъ. Выше мы изложили наблюденія, на основаніи которыхъ самый передній отдѣлъ зачатка периферической нервной системы является независимымъ отъ зачатка *trigemini*. Въ этомъ пунктѣ мы существенно расходимся съ Дорномъ, который, сколько я могъ усвоить изъ его изложенія, находитъ, что его ганглій происходитъ изъ самаго передняго отдѣла пластинки тройничнаго нерва.

Что же касается фактовъ, которые легли въ основу наблюденій Рабля и Дорна относительно зачатка *trigemini*, то съ своей стороны на эмбріонахъ скатовъ (*Raja sp?* и *R. clavata*) я нахожу полное ихъ подтвержденіе, хотя и долженъ имъ дать нѣсколько иное толкованіе. Характеръ ихъ таковъ, что есть полное основаніе говорить о совмѣстномъ происхожденіи тройничнаго нерва и нервныхъ образованій, непосредственно впереди его лежащихъ, а такъ какъ *trigeminus* есть существеннѣйшее производное общаго первоначально для всѣхъ ихъ зачатка, то всѣ дериваты этого послѣдняго я соединяю въ одну *группу тройничнаго нерва.*

Объ общемъ зачаткѣ для названной группы можно говорить въ сущности съ перваго момента образованія ганглiозной полоски. Первыя по времени появленія элементы этой послѣдней войдутъ въ описываемый нами теперь зачатокъ; вѣрнѣе даже будетъ сказать, что первое время (въ стадіи, нѣсколько предшествующую изображенной на *fig. 1*, Табл. I) ганглiозная полоска представлена только зачаткомъ группы тройничнаго

го нерва. Такимъ образомъ эта нервная группа является *первымъ* отдѣломъ периферической нервной системы въ тѣлѣ позвоночнаго; весьма вѣроятно предположить, что она и въ филогенетическомъ отношеніи представляетъ для головы образованіе первичное. Послѣ нея появляются черепные нервы, впереди и позади ея лежащіе; еще позже—спинные нервы; сама она впослѣдствіи расчленяется и явно обнаруживаетъ разнородный характеръ. Все это наводитъ на мысль, что изученіе развитія этой нервной группы должно быть поучительнымъ, какъ для пониманія строенія головы позвоночныхъ, такъ и для представленія о ростѣ и дифференцировкѣ тѣла позвоночнаго вообще.

У *Raja clavata* въ стадію съ двумя висцеральными мѣшками (Табл. VII, *fig. 25*) [1]), на двѣнадцатый день развитія, зачатокъ группы *trigemini* является широкой пластинкой, которая симметрично съ обѣихъ сторонъ покрываетъ средній мозгъ и нижними краями почти достигаетъ до переднихъ головныхъ сомитовъ; онъ является обособленнымъ, какъ отъ передней группы, такъ и отъ группы лицеваго нерва. Очевидно, что здѣсь общій зачатокъ головной периферической нервной системы уже претерпѣлъ начальное расчлененіе, выраженное въ данномъ случаѣ можетъ быть нѣсколько рѣзче, чѣмъ обыкновенно. Достойно замѣчанія, что клѣтки зачатка здѣсь лежатъ компактно, вслѣдствіе чего и самъ онъ по краямъ является рѣзко очерченнымъ. Болѣе позднюю стадію развитія мы видимъ на *fig. 26*, Табл. VII. Характеръ его тутъ измѣнился въ томъ отношеніи, что онъ занимаетъ сравнительно меньшее протяженіе по спинному шву, отчего вся нервная группа является болѣе изолированной, тогда какъ по бокамъ онъ спускается ниже, далеко заходя въ челюстную дугу. Приблизительно такимъ же, но съ меньшимъ обособленіемъ отъ сосѣднихъ группъ, мы его наблюдаемъ и на *fig. 2*, Табл. I, равно какъ на *fig. 27* и *28*, Табл. VII, гдѣ периферическій отдѣлъ получилъ еще большее развитіе, при чемъ одна часть его направляется впередъ къ глазнымъ

---

[1]) Эмбріонъ этотъ былъ изученъ только in toto.

выступамъ и образуетъ передъ ними клѣточное расширеніе, тогда какъ другая идетъ внизъ по челюстной дугѣ. Въ общемъ весь зачатокъ сталъ уже, и только по спинному шву мозга элементы вѣерообразно расходятся назадъ и впередъ, чѣмъ и обусловливается связь группы тройничнаго нерва съ впереди и назади ея лежащими отдѣлами. У эмбріона на 20-й день развитія (Табл. I, *fig. 3, tr, tr'*) оба упомянутые выше выроста зачатка *trigemini*, особенно челюстной, представлены яснѣе [1]); въ самомъ зачаткѣ наблюдается волокнистость—результатъ расположенія его элементовъ. Глазной выростъ, прилегая сзади и сверху къ глазному выступу, простирается въ видѣ разбросанныхъ клѣтокъ впередъ, гдѣ находится остатокъ передней группы. Выше было уже указано, что въ данномъ мѣстѣ трудно указать границу между этой группой и глазнымъ выростомъ, и что кажущаяся связь между обоими образованіями —явленіе вторичное.

Изложенными данными мы подтверждаемъ главнымъ образомъ наблюденія Ванъ-Вейе. Теперь мы перейдемъ къ описанію тѣхъ фактовъ, на которыхъ остановилъ свое вниманіе Рабль и особенно Дорнъ. До сихъ поръ центральный конецъ зачатка *trigemini* находится вблизи спиннаго шва; расчлененіе головнаго мозга не пошло еще настолько далеко впередъ, чтобы можно было точно указать границы средняго и задняго мозга; тѣмъ не менѣе совершенно ясно, что зачатокъ *trigemini* измѣнилъ свое положеніе, получивъ большее развитіе въ задней своей части, тогда какъ передній его отдѣлъ подвергся обратному развитію. Характеръ этого измѣненія виденъ изъ сравненія *fig. 2* и *3* на Табл. I.

Съ появленіемъ четвертой пары висцеральныхъ мѣшковъ ясно выступаетъ граница между среднимъ и заднимъ мозгомъ; четвертый желудочекъ получаетъ большое развитіе, и тонкій покровъ его сверху на большомъ протяженіи занимаетъ область затылочнаго искривленія. Въ это время заразъ наблюдаются два явленія: во первыхъ, перемѣщеніе центральнаго конца за-

[1]) На указанной фигурѣ глазной выростъ не изображенъ, такъ какъ при изученіи in toto ясно не былъ замѣченъ.

чатка тройничнаго нерва на бока мозга, и, во вторыхъ, относительное перемѣщеніе его спереди назадъ (Табл. I, *fig. 4*).

Первое явленіе есть непосредственный результатъ развитія четвертаго желудочка, тонкая покрышка котораго простирается впередъ почти на всемъ протяженіи, которое занимала первоначально группа тройничнаго нерва. Изъ этого слѣдуетъ, что и съ самаго начала своего появленія въ главной своей массѣ она принадлежитъ не среднему мозгу, какъ это могло бы казаться, а заднему. Тѣмъ не менѣе первоначальная связь ея со среднимъ мозгомъ пока не прерывается, а выражается въ обособленіи изъ нея самостоятельнаго отдѣла. На *fig. 4*, Табл. I, мы видимъ, что центральный конецъ зачатка тройничнаго нерва очень широкъ, а мѣсто прикрѣпленія его къ мозгу представляетъ кривую, приблизительно параллельную боковому краю четвертаго желудочка. Не во всей своей массѣ зачатокъ развитъ одинаково; задній край его толстъ и постепенно переходитъ въ челюстной отростокъ; выростъ къ глазу, несущій матеріалъ для *ganglion ciliare*, широкъ; передній и верхній край его въ видѣ группы клѣтокъ направляется къ бокамъ средняго мозга; между нимъ и заднимъ краемъ зачатка элементы рыхлы и менѣе сплочены, такъ что теперь онъ можетъ быть выдѣленъ, какъ самостоятельное образованіе. Больше является онъ обособленнымъ у эмбріона, изображеннаго на *fig. 5*, Табл. I. Картина здѣсь существенно измѣнилась въ томъ отношеніи, что средняя часть зачатка, лежащая между заднимъ и переднимъ краями, сверху почти исчезла, такъ что пластинка тройничнаго нерва, представляющая въ периферическомъ отдѣлѣ два выроста: челюстной и глазной, получаетъ два корня, изъ которыхъ задній, мощный, прилегаетъ къ заднему мозгу, а передній, тонкій,—къ среднему. Въ данномъ случаѣ надъ послѣднимъ еще остается слѣдъ гангліозной полоски (Табл. I, *fig. 5*,*); самъ же онъ укрѣпляется на мозгу пониже ея и въ мѣстѣ укрѣпленія представляетъ небольшое утолщеніе. Подобную же картину можно наблюдать у *Pristiurus melanostomus* въ 4,5 mm. (Табл. VII, *fig. 31*).

Въ гораздо большей степени обособленъ описываемый перв-

ный отдѣлъ у *Raja clavata* на 21-й и 22-й день развитія (Табл. I, *fig. 6* и *7*, *). Задній корень выдѣляется здѣсь очень рѣзко; центральная часть его расширена и прилегаетъ къ мозгу въ промежуткѣ между двумя замѣтными въ немъ гнѣздами нервныхъ клѣтокъ; нѣсколько съуженная часть его переходитъ главнымъ образомъ въ челюстной выростъ, а частію теряется въ широкой еще пластинкѣ общаго зачатка. Глазной отростокъ также пріобрѣлъ болѣе опредѣленныя очертанія. Передній корень, укрѣпляясь по заднему краю средняго мозга сначала довольно высоко (*fig. 6*), затѣмъ опускается книзу, а верхняя часть его становится слабо замѣтной (*fig. 7*). Центральная часть его представляетъ одно или нѣсколько утолщеній, тогда какъ периферическая постепенно переходитъ въ общую пластинку *trigemini*. Уже на *fig. 7* можно подмѣтить особенности, которыя указываютъ на обратное развитіе описываемаго передняго корня группы *trigemini*. Въ дальнѣйшемъ развитіи, если онъ и не исчезаетъ вполнѣ, то во всякомъ случаѣ подвергается весьма существеннымъ измѣненіямъ. У *Torpedo ocellata* въ 6 mm онъ имѣетъ сходный съ вышеописаннымъ характеръ. Болѣе позднюю фазу развитія его я наблюдалъ у эмбріона (*Raja sp?*), изображеннаго на *fig. 8*, Табл. I. Насколько это можно было изучить in toto, отношенія здѣсь измѣнились настолько, что *trigeminus* принялъ характеръ опредѣленнаго нерва. Отъ передняго корня хорошо замѣтной осталась группа клѣтокъ по бокамъ средняго мозга; къ периферіи она переходитъ въ тонкій клѣточный шнуръ, который ниже мозговой трубки уже становится неразличимымъ. Болѣе развитыхъ эмбріоновъ скатовъ въ моемъ распоряженіи не было; что же касается акулъ (*Acanthias*, *Pristiurus*), то передній корень эмбріональнаго тройничнаго нерва ясно наблюдается лишь у зародышей раннихъ стадій.

Такъ, у *Acanthias vulgaris* въ 6 и 7 mm онъ тянется еще широкой полосой до спиннаго шва средняго мозга, при чемъ верхній край пластинки тройничнаго нерва вплоть до задняго корня представляетъ сверху лишь незначительную выемку. Нѣсколько позже (другой эмбріонъ въ 7 mm) задній корень

значительно опустился на бокъ мозга, тогда какъ описываемый передній сохранилъ прежнее свое положеніе, вслѣдствіе чего онъ, принявши вмѣстѣ съ тѣмъ характеръ болѣе тонкаго клѣточнаго шнура, сначала идетъ поперекъ средняго мозга и снизу, немного уклонившись назадъ, вступаетъ въ соединеніе съ пластинкой *trigemini* на уровнѣ задняго корня. У зародыша въ 9 mm онъ центральной частью своей опустился до средины мозговой стѣнки; связь съ остальнымъ зачаткомъ *trigemini*—слаба. Позже (эмбріонъ въ 10 mm) онъ является обособленнымъ, какъ на *fig. 8*, Табл. I, а у зародыша въ 16 mm наблюдается лишь въ видѣ маленькаго клѣточнаго островка, подобно тому какъ это представлено у *Pristiurus melanostomus* въ 8 mm длиной (Табл. VII, *fig. 33*, *).

Возвращаясь теперь къ литературнымъ даннымъ, въ переднемъ корнѣ мы прежде всего узнаемъ описанный Раблемъ шнуръ, превращающійся затѣмъ въ тонкую нить, и стоящій по его мнѣнію въ генетическомъ отношеніи къ *n. oculomotorius* и *trochlearis*.

Дорнъ, подтверждая фактическую сторону наблюденія Рабля, и имѣя въ виду, что шнуръ Рабля происходитъ изъ самой передней части гангліозной полоски, ничѣмъ отъ другихъ отдѣловъ ея не отличающейся, полагаетъ, что изъ него образуется самостоятельный ганглій, подобно другимъ узламъ группы *trigemini*: *g. ciliare* и *Gasseri*. Ганглій этотъ не у всѣхъ селахій съ одинаковою ясностію наблюдается, но очень легко можетъ быть видимъ у эмбріоновъ *Torpedo* въ 4—6 mm длиной. Еще прежде Дорнъ упоминалъ объ этомъ гангліѣ (43; S. 478), предполагая его сначала принадлежащимъ къ *trochlearis*, а потомъ пропадающимъ. По позднѣйшимъ его указаніямъ (16; S. 62) ганглій этотъ, обособляясь какъ отъ мозга, такъ и отъ пластинки тройничнаго нерва, является совершенно изолированнымъ и къ проходящему вблизи *trochlearis* только прилегаетъ. Есть ли это образованіе самостоятельный ганглій, и каковы его ближайшія отношенія, укажетъ намъ гистологическій анализъ, къ которому мы теперь переходимъ.

Первоначальный гистологическій характеръ группы тройничнаго нерва можетъ быть изученъ на разрѣзахъ эмбріона, изображеннаго на *fig* 2, Табл. I. (Табл. IV, *fig*. 2—5, 38). Какъ видно изъ этихъ разрѣзовъ, самая передняя часть зачатка представлена незначительнымъ числомъ клѣтокъ, которыя въ разрѣзѣ являются между кожнымъ покровомъ и нервной трубкой группами по двѣ, по три, частію свободно, частію отростками своими въ связи со спинномозговымъ швомъ (*fig*. 2). Очевидно, что онѣ соединены въ шнуры, тянущіеся отъ спиннаго шва къ периферіи и перерѣзанные поперекъ или вкось; подобно другимъ клѣткамъ эмбріона въ эту стадію онѣ богаты желточными зернами. На томъ же разрѣзѣ (*fig*. 2) при большемъ увеличеніи видна и сама периферическая часть зачатка въ челюстной дугѣ. На уровнѣ нижней стѣнки мозговой трубки эпидермъ образуетъ нѣкоторое утолщеніе и слегка съ обоихъ боковъ вдавленъ; въ мѣстахъ этого утолщенія и вдавленія подъ эпидермомъ наблюдается нѣсколько клѣтокъ, настолько тѣсно къ эпидерму прилегающихъ, что при однородномъ характерѣ элементовъ на разрѣзѣ едва возможно указать опредѣленно ихъ очертанія. Дѣло обстоитъ такимъ образомъ, что, тогда какъ на предъидущемъ разрѣзѣ подъ эпидермомъ ясно различима основная перепонка, на слѣдующемъ, гдѣ появляются упомянутыя выше клѣтки, та же перепонка нѣжнымъ контуромъ отдѣляетъ ихъ отъ эпидерма (Табл. VII, *fig*. 8). Эти клѣтки и есть наиболѣе удаленная периферическая часть общаго зачатка группы тройничнаго нерва. На разрѣзахъ выше представленнаго на *fig*. 2, Табл. IV, число клѣтокъ становится постепенно значительнѣе; онѣ являются соединенными въ одну общую и довольно компактную группу, которая, тѣсно прилегая къ эпидерму, слегка въ него вдается (Табл. VII, *fig*. 9). Такъ какъ эта группа на значительномъ протяженіи сохраняетъ свой однородный характеръ и лежитъ уже въ челюстной дугѣ, то она видимо представляетъ зачатокъ челюстной вѣтви (*ramus mandibularis*).

При большемъ увеличеніи можно указать на нѣкоторыя особенности клѣтокъ зачатка: онѣ обладаютъ почти шарообраз-

ными ядрами съ темно окрашенными ядрышками, значительнымъ количествомъ клѣточной протоплазмы, болѣе интенсивно окрашиваемой, чѣмъ напримѣръ въ мезодермическихъ клѣткахъ, и съ большимъ числомъ одинаково съ ядрышками покрашенныхъ желточныхъ зернышекъ. Такой характеръ нервныхъ элементовъ даетъ возможность не смѣшивать ихъ съ эпителіальными, къ которымъ онѣ прилегаютъ. Послѣдніе отличаются большей однородностію, способомъ расположенія, а главнымъ образомъ, своими ядрами, болѣе прозрачными, большей частію овальными и обыкновенно съ однимъ или двумя ядрышками.

По мѣрѣ того, какъ разрѣзы приближаются къ представленному на *fig. 3*, Табл. IV, (см. Табл. I, *fig. 2*) компактный характеръ нервнаго зачатка въ челюстной дугѣ замѣняется болѣе разрыхленнымъ, и мало по малу между нимъ и выше описаннымъ переднимъ краемъ зачатка группы *trigemini* установляется связь, сначала при посредствѣ одиночныхъ клѣтокъ, а потомъ цѣлой массы ихъ, выполняющей все свободное пространство между кожей и нервной трубкой; однимъ словомъ, получается разрѣзъ чрезъ всю массу зачатка группы *trigemini*, какъ это видно изъ *fig. 3*, Табл. IV. На всемъ протяженіи его отъ спинномозговаго шва до челюстной дуги тянется почти сплошной слой (на разрѣзѣ — рядъ) клѣтокъ, связанныхъ другъ съ другомъ своими отростками и прилегающихъ къ кожѣ. Болѣе сплочены онѣ въ нижнемъ концѣ и здѣсь тѣснѣе прилегаютъ къ эпидерму. Почти такой же сплошной клѣточный слой ограничиваетъ зачатокъ тройничнаго нерва со стороны мозговой трубки, и между двумя такимъ образомъ представленными пластинками болѣе рыхло помѣщаются остальныя клѣтки зачатка. Шарообразныя, интенсивно окрашенныя ядра и болѣе компактная протоплазма ихъ отличаютъ отъ сосѣднихъ эпителіальныхъ и мезодермическихъ образованій. При малыхъ размѣрахъ *fig. 3*, Табл. IV, возможно было передать только общій характеръ отношеній; въ частности преобладающее направленіе отростковъ нервныхъ клѣтокъ — сверху внизъ, особенно въ слоѣ, непосредственно къ кожѣ прилегающемъ. О связи между нервными элементами здѣсь ни-

гдѣ не можетъ быть и рѣчи. Въ области разрѣза, представленнаго на *fig. 3*, Табл. IV. зачатокъ группы тройничнаго нерва достигаетъ наибольшей мощности; на разрѣзахъ, выше лежащихъ (Табл. I, *fig. 2*), элементы его становятся болѣе рыхлыми, сохраняя однакоже свой специальный характеръ (Табл. IV, *fig. 38*). Болѣе плотны они по заднему краю зачатка, надъ челюстной дугой. Въ области разрѣза, изображеннаго на *fig. 4*, Табл. IV, число элементовъ становится еще менѣе значительнымъ: они видны только въ два или три ряда, при чемъ по нижнему краю сгруппированы опять таки наиболѣе плотно. Начиная отсюда, чѣмъ дальше назадъ, тѣмъ на меньшемъ протяженіи и изъ меньшаго числа является составленнымъ общій зачатокъ группы *trigemini*, пока не превратится по спинномозговому шву въ узкую клѣточную полоску, связующую его съ слѣдующимъ назадъ зачаткомъ группы лицеваго нерва.

Изъ выше приведеннаго описанія ясно, что до сихъ поръ весь зачатокъ группы тройничнаго нерва является гистологически однороднымъ. Разница въ строеніи различныхъ отдѣловъ его зависитъ отъ болѣе или менѣе компактнаго расположенія его элементовъ, которые наиболѣе скучены въ челюстной дугѣ и надъ ней. Элементы эти стоятъ въ непосредственной связи съ спинномозговымъ швомъ и выходящими изъ него эмбріональными клѣтками; съ другой стороны, прилегая на значительномъ протяженіи къ эпителію, они сохраняютъ полную свою самостоятельность; равнымъ образомъ и эпителіальные элементы въ образованіи зачатка участія не принимаютъ. Подобно тому какъ въ мозгу, въ зачаткѣ видны только клѣтки съ отростками, но онѣ пока не имѣютъ гистологическаго характера развитыхъ тканей.

У эмбріона, изображеннаго на *fig. 28*, Табл. VII, существенный прогрессъ въ развитіи заключается въ томъ, что зачатокъ *trigemini* принялъ болѣе опредѣленныя очертанія. Однакожъ спереди, между нимъ и вышеописанной нами передней нервной группой (I), остается еще связь при посредствѣ разсѣянныхъ клѣтокъ, которыя рыхлой массой налегаютъ на спинномозговой шовъ на всемъ протяженіи зачатка. Начи-

ная съ самой передней части, этотъ послѣдній получаетъ значительную толщину, которая на разрѣзѣ превышаетъ толщину стѣнокъ мозговой трубки. Сравнительно тонкіе накожные покровы, отстающіе отъ спиннаго шва, прилегаютъ къ зачатку съ боковъ и тѣмъ самымъ опредѣляютъ очертаніе его снаружи. Наиболѣе компактное скопленіе клѣтокъ заключаютъ края зачатка по бокамъ мозговой трубки (Табл. IV, *fig. 39*); сверху же, какъ указано выше, элементы лежатъ рыхло и нерѣдко на разрѣзѣ представляютъ сѣть (Табл. VII, *fig. 6*). Общій эмбріональный характеръ элементовъ въ значительной мѣрѣ утратился: желточныя крупинки встрѣчаются въ нихъ въ гораздо меньшемъ количествѣ и отличаются ничтожными размѣрами.

Наибольшая скученность элементовъ въ периферическихъ отдѣлахъ зачатка и большая здѣсь опредѣленность наружныхъ очертаній указываютъ на начало дальнѣйшей морфологической дифференцировки. Обособленіе отъ мозговой трубки далеко еще не совершилось; стѣнки послѣдней сверху въ средней части зачатка крайне неровны и, какъ замѣтно на нѣкоторыхъ препаратахъ, даже образуютъ компактные выросты, постепенно переходящіе въ выше описанныя рыхло лежащія верхнія клѣтки общаго зачатка *trigemini*. Замѣчательно, что связь зачатка съ мозгомъ видна не только со спинной стороны, но мѣстами и съ боковъ (Табл. IV, *fig. 39, b′, b″*). Такія мѣста и существованіемъ, и характеромъ своимъ лучше всего доказываютъ, что именно элементы нервной трубки выходятъ изъ своего первоначальнаго мѣстонахожденія для образованія матеріала для периферической нервной системы (Табл. VII, *fig. 5*).

Въ виду литературныхъ данныхъ послѣдняго времени заслуживаетъ вниманія еще одна подробность, касающаяся распредѣленія въ зачаткѣ тройничнаго нерва каріокинетическихъ фигуръ. Наблюдаются онѣ повсюду, какъ въ центральной части его, вблизи спинномозговаго шва, такъ и въ периферической; на разрѣзахъ, лежащихъ впереди изображеннаго на *fig. 39*, Табл. IV (Табл. VII, *fig. 28*), онѣ чаще вблизи мозга. Это обстоятельство вмѣстѣ съ каріокинетическими фигурами въ со-

сѣднихъ мозговыхъ клѣткахъ указываетъ на то, что первоначальный ростъ зачатка имѣетъ мѣсто вблизи мозга и на счетъ его элементовъ[1]). Существованіе фигуръ въ периферической части зачатка (Табл. VII, *fig. 7*) указываетъ въ свою очередь на то обстоятельство, что элементы его, морфологически обособившись, продолжаютъ размножаться самостоятельно, чѣмъ и обусловливаютъ дальнѣйшій его ростъ.

Дальше пошло развитіе у эмбріона, изображеннаго на *fig. 3*, Табл. I. Сообразуясь съ направленіемъ разрѣзовъ, мы начнемъ свое описаніе съ периферическихъ отдѣловъ зачатка группы тройничнаго нерва, т. е. тѣхъ, которые наблюдаются въ разрѣзахъ, ближайшихъ къ брюшной сторонѣ эмбріона. Здѣсь прежде всего мы встрѣчаемъ глазной выростъ. Выше указано было, что онъ вступаетъ въ связь съ передней нервной группой и притомъ такимъ образомъ, что рѣзкой границы, по крайней мѣрѣ въ данномъ случаѣ, между обоими образованіями указать невозможно. Въ концѣ своемъ глазной выростъ представленъ небольшой рыхлой группой клѣтокъ съ мелкими ядрами и неправильными отростками; группа эта лежитъ позади глазныхъ выступовъ между мозгомъ, съ одной стороны, и слегка утолщеннымъ эпидермическимъ покровомъ съ другой. Клѣтки ея лишены прежняго своего эмбріональнаго характера. На слѣдующихъ (по направленію къ спинѣ) разрѣзахъ группа увеличивается въ размѣрахъ и является расположенной надъ появляющимися здѣсь передними головными сомитами; рыхлое расположеніе ея клѣтокъ сохраняется, и вся группа, особенно со стороны сомитовъ, теряетъ опредѣленность своихъ очертаній. Часть клѣтокъ ея распространяется книзу подъ эпидермомъ и тѣсно прилегаетъ съ другой стороны къ мезодермическимъ элементамъ. На слѣдующихъ разрѣзахъ, гдѣ появляется че-

---

[1]) Въ случаѣ указанной выше связи зачатка периферической нервной системы съ нервной трубкой въ стѣнкѣ послѣдней можно наблюдать иногда клѣтку, несомнѣнно принадлежащую мозгу, въ стадіи митотическаго дѣленія и при томъ въ такомъ положеніи, что одна половина ея лежитъ еще въ мозгу, тогда какъ другая — за предѣлами его и въ связи съ другими клѣтками зачатка.

люстная дуга, становится очевиднымъ, что направляющіяся книзу клѣтки переходятъ въ послѣднюю, и при участіи ихъ устанавливается связь между только что описаннымъ глазнымъ и далеко вросшимъ въ свою дугу челюстнымъ выростомъ. Послѣдній на концѣ также лишенъ строго опредѣленнаго характера; онъ представленъ нѣсколькими клѣтками съ отростками, вытянутыми преимущественно по длинѣ челюстной дуги и находящимися въ полной независимости какъ отъ эктодерма, такъ и отъ мезодерма, между которыми онъ находится (Табл. II, *fig. 14, l.*).

На слѣдующихъ кверху разрѣзахъ, по мѣрѣ приближенія къ изображенному на *fig. 13*, Табл. II, разница въ строеніи различныхъ частей зачатка дѣлается меньше, и на *fig. 13* онъ является почти однороднымъ отъ начала (по спинному шву) до конца (т. е. до перехода въ челюстную дугу); наибольшая толщина его—въ средней части. Достойно замѣчанія, что спереди, въ промежуткѣ между линіями 13 и 12 (Табл. I, *fig. 3*), связь зачатка со спиннымъ швомъ мозга прервана, но дальше назадъ (Табл. II, *fig. 12*)—существуетъ. Самъ зачатокъ въ указанномъ районѣ представляется въ разрѣзѣ почти овальнымъ и со всѣхъ сторонъ ясно очерченнымъ; очевидно, здѣсь его главный стволъ. Тутъ же въ мозгу наблюдается дифференцировка, указывающая на обособленіе задняго мозга отъ средняго: бока мозга утолщаются, а верхняя стѣнка дѣлается тоньше. Такимъ образомъ *fig. 13*, Табл. II, взята изъ области средняго мозга, а *fig. 12*—изъ области задняго (Табл. I, *fig. 3*), и зачатокъ *trigemini* оказывается связаннымъ спереди съ среднимъ мозгомъ; затѣмъ на нѣкоторомъ протяженіи связь его съ мозгомъ является нарушенной, а дальше наблюдается вновь и на болѣе значительномъ протяженіи въ области задняго мозга; остающіяся за нимъ по спинному шву и стоящія съ нимъ въ связи клѣтки должны быть разсматриваемы, какъ остатокъ ганглiозной полоски. Въ концѣ концовъ анализъ зачатка *trigemini* на изучаемомъ эмбріонѣ приводитъ къ слѣдующимъ выводамъ: 1) на периферіи онъ представляетъ ясное расчлененіе на два выроста: челюстной и глазной; послѣдній въ дисталь-

ной своей части заключаетъ наибольшее скопленіе клѣтокъ, видимо предназначаемое для будущаго *ganglion ciliare*; 2) на уровнѣ хорды оба выроста составляютъ общій стволъ зачатка, который находится въ связи съ мозгомъ въ двухъ мѣстахъ: на меньшемъ протяженіи съ среднимъ мозгомъ и на большемъ — съ заднимъ; въ средней части связь, прежде существовавшая, нарушилась, и какъ остатокъ ея по спинномозговому шву наблюдаются отдѣльныя клѣтки; сзади остается слѣдъ гангліозной полоски; 3) гистологическій характеръ элементовъ зачатка вездѣ одинаковъ; разница въ отдѣльныхъ случаяхъ происходитъ отъ степени скопленія и отъ группировки ихъ: такъ, напримѣръ, въ общемъ стволѣ (Табл. II, *fig. 12*, *13*) они компактнѣе сгруппированы по периферіи; въ участкѣ, изъ котораго разовьется *ganglion ciliare*, лежатъ неправильно и рыхло; въ челюстномъ выростѣ они вытянуты по длинѣ челюстной дуги и т. д.

Особеннаго вниманія изъ этихъ выводовъ заслуживаетъ обособленіе зачатка для *ganglion ciliare* и выдѣленіе передняго корня, связующаго зачатокъ съ среднимъ мозгомъ. Значеніе послѣдняго станетъ яснымъ изъ дальнѣйшаго развитія, когда, съ образованіемъ четвертаго желудочка, нервныя группы опустятся на бока мозга. Тогда становится понятной та картина, которую представляетъ центральная часть группы *trigemini* на *fig. 4*, Табл. I. Ясно, что при переходѣ на бока тотъ пунктъ, который на *fig. 3*, Табл. I, былъ на уровнѣ линіи 12, на *fig. 4* перемѣстился туда, гдѣ стоитъ обозначеніе *V*; тотъ же пунктъ, который былъ на уровнѣ 13, теперь перемѣстился туда, гдѣ стоитъ обозначеніе *; послѣднее относится къ тому производному группы тройничнаго нерва, которое соотвѣтствуетъ переднему выросту Ванъ-Вейе. Очевидно, что въ особенностяхъ, подмѣченныхъ нами у эмбріона, изображеннаго на *fig. 3*, Табл. I, мы должны видѣть первый шагъ обособленія передняго отдѣла пластинки тройничнаго нерва согласно указанію Рабля. Здѣсь вполнѣ становится яснымъ, что отдѣлъ этотъ не имѣетъ ничего общаго съ передней нервной группой, которая у изучаемаго эмбріона лежитъ далеко впереди.

Выше указаны были особенности эмбріона, представленнаго на *fig. 4*, Табл. I; вслѣдствіе развитія четвертаго желудочка група *trigemini* опустилась на бока мозга, и слабо намѣченные прежде отдѣлы ея получили больше самостоятельности. Здѣсь мы начнемъ гистологическій анализъ въ другомъ направленіи, отъ центра къ периферіи. Прежде всего отмѣтимъ тотъ фактъ, что на мѣстѣ спинномозговаго шва, между покровомъ четвертаго желудочка и кожей, надъ тройничнымъ нервомъ на цѣломъ рядѣ разрѣзовъ наблюдается група клѣтокъ (Табл. IV, *fig. 12*). Она также тянется назадъ къ групѣ лицеваго нерва; къ значенію ея вернемся впослѣдствіи.

Главный стволъ групы *trigemini* прилегаетъ къ боковой стѣнкѣ задняго мозга сразу въ видѣ мощнаго комплекса клѣтокъ. На уровнѣ хорды онъ соприкасается съ утолщеннымъ эпидермомъ и широкой полосой направляется въ челюстную дугу (Табл. IV. *fig. 13, V*). Замѣчательно, что при довольно низкомъ боковомъ положеніи главнаго или задняго корня на границѣ между заднимъ и среднимъ мозгомъ отъ него отдѣляется шнуръ клѣтокъ по направленію къ спинному шву (нѣсколько разрѣзовъ до 13 на *fig. 4*, Табл. I); далѣе впередъ его уже нѣтъ, и съ боковъ мозга будутъ видны въ разрѣзѣ передніе отдѣлы *trigemini*. Во первыхъ, глазной выростъ, который значительно тоньше челюстнаго, но съ тѣмъ же характеромъ; около глазнаго пузыря онъ расширяется въ значительную, но болѣе рыхлую массу клѣтокъ—зачаточный *ganglion ciliare*; во вторыхъ, на тѣхъ же разрѣзахъ, гдѣ виденъ только что упомянутый зачатокъ, отъ средней части пластинки *trigemini*, лежащей на уровнѣ передняго конца хорды, кверху тянется клѣточный шнуръ, укрѣпляющійся на спинной сторонѣ средняго мозга, — это и есть вышеописанный уже передній корень групы тройничнаго нерва. На самыхъ переднихъ разрѣзахъ помимо того видно, что комплексъ клѣтокъ, стоящій въ связи съ глазнымъ выростомъ, прилегая къ глазу сзади и сверху, продолжается далеко впередъ. Весь зачатокъ групы тройничнаго нерва до сихъ поръ состоитъ только изъ клѣтокъ, приблизительно однородныхъ, но не одинаково сгруппированныхъ. Такъ, въ стволѣ онѣ ле-

жать въ высшей степени компактно; болѣе рыхло въ периферическомъ и переднемъ отдѣлѣ. Число элементовъ зачатка несравненно больше, чѣмъ въ прежде описанныя стадіи, и главнымъ источникомъ ихъ новообразованія является дѣленіе клѣтокъ, первоначально вошедшихъ въ составъ зачатка, на что указываютъ и теперь не рѣдко встрѣчающіяся въ нихъ каріокинетическія фигуры. Очевидно, что и для дальнѣйшихъ измѣненій находящіеся на лицо элементы представляютъ единственный источникъ, такъ какъ мозговая трубка теперь вполнѣ замкнулась, и о выходѣ элементовъ изъ нея болѣе не можетъ быть рѣчи. Во всякомъ случаѣ и на только что изученномъ объэктѣ мы имѣемъ полное основаніе говорить о генетически существующей связи зачатка съ мозговой трубкой, остаткомъ которой является упомянутый выше шнуръ надъ заднимъ корнемъ, и о полной независимости его отъ эктодерма, не смотря на тѣсное съ нимъ соприкосновеніе, напримѣръ, по всей почти челюстной дугѣ.

Большую самостоятельность получаютъ отдѣльныя части общаго зачатка группы тройничнаго нерва у эмбріона, изображеннаго на *fig. 5*, Табл. I. Во первыхъ, передній корень *trigemini* кажется нѣсколько отодвинутымъ впередъ, что обусловливается ростомъ мозга между нимъ и заднимъ корнемъ; оба корня сходятся въ общей части зачатка *trigemini* ниже хорды. Направленіе разрѣзовъ, на которыхъ были изучены подробности строенія этого эмбріона, и значительная часть которыхъ представлена на таблицѣ III (*fig. 1—16*), таково, что передній корень является разрѣзаннымъ поперекъ. Самые крайніе разрѣзы прошли черезъ средній мозгъ, гдѣ между этимъ послѣднимъ и эпидермомъ наблюдаются клѣтки, частію стоящія еще въ связи съ спинномозговымъ швомъ; клѣтки эти очевидно составляютъ остатокъ такъ называемой гангліозной полоски, и въ связи съ ними, по всей видимости, и стоитъ передній корень. Такимъ образомъ, соединеніе его съ мозгомъ имѣетъ мѣсто въ нѣсколькихъ пунктахъ. Центральный конецъ его не представляетъ правильности, такъ что элементы его на разрѣзѣ являются то въ видѣ кучки, то они группируются въ рядъ на-

раллельно поверхности мозга. Ниже, когда разрѣзы захватываютъ заднiй мозгъ, очертанiя его становятся болѣе опредѣленными: въ сѣченiи замѣчается 6 — 10 клѣтокъ, сгруппированныхъ оваломъ; очевидно, онъ самъ принялъ форму шнура; еще ниже онъ мѣняетъ свое положенiе, перемѣщаясь ближе къ кожному покрову, тогда какъ довольно широкое пространство между этимъ послѣднимъ и мозгомъ выполняется рыхло лежащими мезодермическими клѣтками. Вмѣстѣ съ тѣмъ овальная форма его сѣченiя вытягивается по большему дiаметру, такъ что видны обыкновенно, тѣсно прилегая другъ къ другу, два параллельныхъ слоя клѣтокъ, по 6—10 въ рядъ; ясно, что шнуръ превратился въ постепенно расширяющуюся пластинку, лежащую непосредственно подъ эпидермическимъ покровомъ. Дальше самостоятельность передняго корня теряется, такъ какъ переднiй край пластинки, въ которую онъ перешелъ, видимо направляется къ глазу; на тѣхъ же разрѣзахъ впервые появляется по бокамъ задняго мозга переднiй край задняго корня *trigemini*, а спереди, по спинной сторонѣ мозга, надъ глазными пузырями, — группа клѣтокъ, затѣмъ спускающаяся книзу и вступающая въ связь съ переднимъ концомъ глазнаго выроста.

Эта группа въ своей верхней части можетъ быть разсматриваема, какъ остатокъ первоначальной ганглiозной полоски, а по мѣсту нахожденiя своего, какъ послѣднiй слѣдъ передней первной группы. Нижнiй конецъ передняго корня *trigemini*, перейдя въ двуслойную широкую пластинку, вступаетъ такимъ образомъ въ связь съ той частью общаго зачатка, отъ которой направляется впередъ глазной выростъ, который также появляется на ближайшихъ разрѣзахъ; а такъ какъ направленiе его совпадаетъ съ направленiемъ разрѣзовъ, то на нихъ являются заразъ заднiй корень, непосредственно продолжающiйся въ среднiй отдѣлъ, гдѣ теряется нижнiй конецъ передняго корня, и направляющiйся впередъ глазной выростъ. Вся масса зачатка тройничнаго нерва на такомъ разрѣзѣ представляетъ клѣточную полосу, расширенную у задняго мозга, тянущуюся непосредственно подъ кожей и постепенно съуживающуюся

спереди[1]). Надъ глазомъ залегаетъ клѣточная масса, которая съ одной стороны связуется съ группой *trigemini*, а съ другой,— можетъ быть, съ остаткомъ передней группы.

На небольшомъ числѣ разрѣзовъ можно одновременно видѣть и заднiй корень, и названную клѣточную массу надъ глазомъ, и связующiй ихъ глазной выростъ. Далѣе назадъ разрѣзы проходятъ уже не черезъ заднiй корень *trigemini*, а черезъ главный стволъ его, который въ массѣ своей оказывается значительно толще корня. Что же касается клѣтокъ, расположенныхъ около глаза и стоящихъ въ связи съ глазнымъ отросткомъ, то повидимому только часть ихъ, лежащая кзади отъ глаза, предназначается для образованiя *ganglion ciliare*; значенiе же остальныхъ, надъ глазомъ и впереди его лежащихъ, пока не совсѣмъ ясно, тѣмъ болѣе, что къ нимъ присоединилось теперь значительное число мезодермическихъ элементовъ.

Таковы отношенiя у *Raja sp?* на 22-й день развитiя; совершенно подобную же картину наблюдаемъ мы у *Raja clavata* на 16-й день (Табл. VII, *fig. 29*), разрѣзы чрезъ которую часто дополняютъ то, что на предъидущей серiи съ полной достовѣрностiю не могло быть выяснено. Направленiе разрѣзовъ здѣсь то же, а потому картина представляетъ полную параллель съ только что изученной. Съ первыхъ же разрѣзовъ появляется начало передняго корня *trigemini*; оно представлено вѣтвистыми, рыхло лежащими клѣтками (Табл. VII, *fig. 10*), стоящими въ связи съ одной стороны непосредственно съ мозгомъ, а съ другой съ разсѣянными клѣтками, представляющими остатокъ передней нервной группы. Стволикъ корня составленъ изъ такихъ же клѣтокъ, сгруппированныхъ болѣе компактно; онъ удаляется отъ мозга и прилегаетъ къ кожному покрову, нѣсколько вдавливаясь въ него. Книзу онъ дѣлается шире, переходя въ пластинку, переднiй край которой направляется къ глазу, а заднiй вступаетъ въ связь съ главнымъ стволомъ. Клѣтки въ этомъ расширенiи расположены неправильно, но компактно; въ главномъ же стволѣ, прилегая плотно другъ къ другу,

---

[1]) Срав. Табл. III, *fig. 17*, *V*, *V'*.

онѣ придаютъ ему продольноволокнистый характеръ. Настоящихъ нервныхъ волоконъ пока еще не существуетъ, и весь нервный зачатокъ состоитъ только изъ клѣтокъ.

Немного не доходя до глаза и надъ нимъ, передній край пластинки, образующій глазной выростъ, приходитъ въ тѣсное соприкосновеніе съ эпидермомъ, который въ этомъ мѣстѣ слегка утолщенъ и вдается внутрь. Конецъ глазнаго выроста въ свою очередь дѣлается болѣе объемистымъ и болѣе компактнымъ; крайніе изъ его элементовъ укрѣпляются своими отростками подъ утолщенной частью эпидерма; но оба образованія остаются другъ отъ друга независимыми (Табл. III, *fig. 17*; *V*, *V'*).

Весьма интересно, что на слѣдующемъ затѣмъ разрѣзѣ отъ расширеннаго конца глазнаго выроста (зачаточный *ganglion ciliare*) направляется впередъ рядъ клѣтокъ вплоть до спиннаго шва передняго мозга. Очевидно, что и здѣсь онъ вступаетъ въ связь съ остаткомъ передней нервной группы. Дальше все пространство между мозгомъ и глазнымъ пузыремъ является занятымъ клѣточной массой, составляющей непосредственное продолженіе глазнаго выроста (Табл. III, *fig. 18*, *b*). Средняя часть общаго зачатка тройничнаго нерва, гдѣ теряется передній корень и откуда выходитъ глазной отростокъ, является теперь единственнымъ общимъ для всѣхъ производныхъ этой группы участкомъ; книзу отъ него направляется въ челюстную дугу наиболѣе опредѣленно сформированный отдѣлъ, — челюстной выростъ. На разрѣзѣ онъ представляетъ овалъ, снаружи прилегаетъ къ кожѣ, является прямымъ продолженіемъ задняго корня и сохраняетъ свою независимость отъ эктодерма, не смотря на тѣсное съ нимъ соприкосновеніе. Изъ изученія двухъ послѣднихъ эмбріоновъ мы можемъ сдѣлать слѣдующіе выводы:

1) Общій и однородный первоначально зачатокъ группы тройничнаго нерва расчленился какъ въ центральномъ, такъ и въ периферическомъ своихъ отдѣлахъ; 2) въ центральномъ отдѣлѣ обособились два корня: *передній*, въ связи съ среднимъ мозгомъ, въ видѣ тонкаго шнура, переходящаго на периферіи въ пластинку, и *задній*, мощный, укрѣпляющійся по бокамъ зад-

няго мозга; 3) оба корня сходятся въ средней пластинчатой части, откуда заднiй непосредственно переходитъ въ челюстной выростъ (будущiй *ramus mandibularis*), и откуда впередъ направляется глазной выростъ (будущiй *ophthalmicus profundus*), вблизи глаза расширяющiйся въ клѣточную массу (будущiй *ganglion ciliare*); переднiй конецъ этого выроста находится повидимому въ связи съ остаткомъ передней нервной группы, представленной въ этотъ перiодъ развитiя лишь нѣсколькими неправильно расположенными клѣтками.

Такимъ образомъ, несмотря на расчлененiе и въ центральномъ и въ периферическомъ отдѣлахъ, первоначальная связь между отдѣльными производными группы тройничнаго нерва остается; даже корни будущихъ *rami mandibularis* и *ophthalmici profundi* являются еще нераздѣльными. Впрочемъ, говорить объ отдѣльныхъ нервахъ пока нѣтъ и основанiя, такъ какъ вся группа состоитъ исключительно изъ клѣтокъ.

Всѣ три производныя группы *trigemini*, позднѣйшее обособленiе которыхъ теперь намѣчено: переднiй корень, *ramus mandibularis* и *ophthalmicus profundus*, въ разныхъ своихъ отдѣлахъ приходятъ въ тѣсное соприкосновенiе съ эпидермомъ: переднiй корень [1]) вблизи отъ своего начала; *ramus mandibularis*—главнымъ образомъ въ верхней части челюстной дуги, *ophthalmicus profundus*—на уровнѣ *ganglion ciliare*. Во всѣхъ случаяхъ соприкосновенiе выражается, во первыхъ, измѣненiями въ самомъ эпидермѣ: онъ дѣлается значительно толще; ядра, обыкновенно сферическiя, становятся овоидными, при чемъ большая ось ихъ принимаетъ перпендикулярное къ поверхности покрововъ положенiе; во вторыхъ, отъ нервнаго зачатка по направленiю этого утолщенiя выдѣляется нѣсколько клѣтокъ, своими отростками подъ утолщенiемъ закрѣпляющихся. Никакого выхожденiя клѣтокъ изъ эпидерма въ сторону нервнаго зачатка

---

[1]) Можетъ быть, то же самое можно сказать и о передней нервной группѣ, такъ какъ отдѣльныя клѣтки, составляющiя остатокъ ея, съ одной стороны находятся въ связи съ мозгомъ, а съ другой тѣсно отростками своими прилегаютъ къ накожнымъ покровамъ, которые спереди и по спинному шву всегда нѣсколько утолщены.

не наблюдается. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ, однако, соприкосновеніе бываетъ настолько тѣсно, что относительно промежуточныхъ клѣтокъ трудно сказать съ увѣренностію, принадлежатъ ли онѣ эпителію или нервному зачатку; но какъ бы ни тѣсно было такого рода соприкосновеніе, оно представляетъ явленіе вторичное.

Въ параллель развитію группы *trigemini* у скатовъ мы разсмотримъ его у одного изъ представителей акулъ, именно у *Pristiurus melanostomus* [1]). Наиболѣе юные изъ эмбріоновъ, бывшихъ въ моемъ распоряженіи, имѣли размѣры около 4,5 mm. Насколько можно видѣть это на цѣльномъ зародышѣ, общій зачатокъ группы тройничнаго нерва имѣетъ приблизительно тѣ же очертанія, какъ на *fig. 4*, Табл. I, т. е. центральное раздѣленіе на два корня и периферическое на двѣ вѣтви (Табл. VII, *fig. 31*). Изъ поперечныхъ разрѣзовъ, направленіе которыхъ указано, и часть которыхъ изображена на *fig. 1—10*, Табл. V, видно, что впереди зачатка *trigemini* по спинномозговому шву существуетъ еще остатокъ гангліозной полоски въ такой формѣ, что часть клѣтокъ, составляющихъ спинной покровъ мозговой трубки, пріобрѣтаетъ неправильное расположеніе и находится въ связи съ свободно надъ ними лежащими клѣтками. Съ этими то клѣтками и вступаетъ въ соединеніе передній корень *trigemini* [2]), являющійся вначалѣ въ видѣ тонкаго компактнаго клѣточнаго шнура. На тѣхъ же разрѣзахъ появляется и передній конецъ *ophthalmici profundi*. Спинномозговой шовъ сохраняетъ свой характеръ назадъ вплоть до покрышки четвертаго желудочка, между которой и кожнымъ покровомъ, какъ указываемо было и прежде, также остаются одиночныя клѣточки. По мѣрѣ того какъ разрѣзы подвигаются назадъ, элементы передняго корня, увеличиваясь въ числѣ, дѣлаются болѣе рыхлыми и переходятъ въ срединную часть зачатка; между тѣмъ передній конецъ глазнаго выроста раз-

---

[1]) Матеріалъ полученъ съ Неаполитанской зоологической станціи.

[2]) Указаній на существованіе обособленной передней нервной группы, какъ мы это видѣли у *Rajides*, у изучаемаго зародыша не наблюдается.

вился въ мощный и плотный комплексъ клѣтокъ надъ глазными пузырями и позади ихъ. На разрѣзахъ, прошедшихъ чрезъ средину глазныхъ пузырей, видно, какъ этотъ комплексъ вступаетъ въ связь съ срединной частью зачатка (Табл. V, *fig. 1; V, V'*). Далѣе назадъ, вплоть до сѣченія, изображеннаго на *fig. 2*, Табл. V, весь зачатокъ *trigemini* перерѣзанъ отъ начала до конца. Около мозга онъ утолщенъ, а въ срединѣ является въ видѣ двуслойной клѣточной пластинки; наибольшей толщины достигаетъ онъ по заднему краю (Табл. V, *fig. 2, V*).

Другой эмбріонъ *Pristiurus melanostomus*, приблизительно тѣхъ же размѣровъ, былъ изученъ на тангенціальныхъ разрѣзахъ (Табл. V, *fig. 11—13*; Табл. VII, *fig. 31*); въ порядкѣ отъ спинной къ брюшной сторонѣ прежде всего появляется задній корень *trigemini*, сначала въ видѣ маленькой группы клѣтокъ (Табл. V, *fig. 12, V*), принимающей затѣмъ весьма значительный объемъ (въ половину толщины стѣнокъ мозга на томъ же уровнѣ) въ формѣ треугольника, широкимъ своимъ основаніемъ на боку мозга сидящаго. Какъ въ немъ, такъ и во всей массѣ зачатка — обильныя каріокинетическія фигуры.

Несмотря на одинаковые размѣры, изучаемый эмбріонъ представляетъ значительно большую степень развитія, чѣмъ описанный прежде. Широкій первоначально и только въ центральномъ концѣ съуженный передній корень *trigemini* является въ видѣ тонкаго клѣточнаго шнура, съ узловатымъ утолщеніемъ вблизи мозга (Табл. VII, *fig. 11* и *12*). Онъ настолько здѣсь тонокъ, что съ одной стороны прослѣдить его по всей длинѣ невозможно, такъ какъ трудно отличить отъ окружающихъ соединительнотканныхъ клѣтокъ.

Задній корень, переходя въ мощную срединную массу, отступаетъ отъ мозга къ покровамъ и тѣсно къ нимъ прилегаетъ. Въ промежутокъ же между нимъ и мозгомъ вдаются головные сомиты; какъ разъ здѣсь связуется съ срединной частью передній корень. Книзу отъ этого пункта зачатокъ *trigemini* вытягивается впередъ и видимо раздвояется, что совер-

шается отчасти подъ вліяніемъ стѣнокъ второй головной полости; въ результатѣ являются два независимыхъ съ этого момента образованій: одно меньшее, направляющееся впередъ, другое болѣе компактное, опускающееся книзу: такъ происходитъ обособленіе *ophthalmici profundi* отъ *ramus mandibularis* (Табл. V, *fig. 13, V*).

На томъ мѣстѣ, гдѣ совершилось ихъ разъединеніе, наружная стѣнка второй головной полости достигаетъ до накожныхъ покрововъ и приходитъ въ тѣсное съ ними соприкосновеніе; эктодермъ здѣсь является утолщеннымъ на подобіе того, какъ это наблюдается въ случаяхъ соприкосновенія съ нимъ нервныхъ образованій (Табл. VII, *fig. 13*). Эта кажущаяся связь наблюдается на цѣломъ рядѣ разрѣзовъ, тогда какъ обѣ периферическія вѣтви *trigemini*, особенно *ophthalmicus profundus*, дѣлаются тоньше. Обѣ онѣ, тѣсно прилегая къ кожѣ, отдѣляются другъ отъ друга второй головной полостью (Табл. VII, *fig. 13, 14*); ниже однакожъ между ними наблюдаются еще связующіе элементы, — остатокъ той широкой пластинки, которою первоначально былъ представленъ весь зачатокъ *trigemini*.

При началѣ челюстной дуги мощный *ramus mandibularis* распадается на рядъ клѣточныхъ группъ, связанныхъ съ одной стороны выше указаннымъ способомъ съ *ophthalmicus profundus*, а съ другой лежащихъ между врастающимъ въ дугу мезодермомъ и кожей, эпидермъ которой утолщенъ. Вообще эпидермъ является утолщеннымъ вездѣ, гдѣ нервный зачатокъ приходитъ съ нимъ въ соприкосновеніе; также и надъ *ophthalmicus profundus*, который, обособивъ позади глаза участокъ для *ganglion ciliare*, надъ глазами простирается далеко впередъ и крайними своими элементами приближается къ спинному шву передняго мозга.

Немного позади этого мѣста по спинному шву, тотчасъ подъ кожей наблюдается клѣточное образованіе (то сплошная кучка клѣтокъ, то розетка, т. е. трубка въ разрѣзѣ), которое по положенію должно быть принято за *epiphysis*; такимъ образомъ *ophthalmicus profundus* приходитъ въ соприкосновеніе съ

спинномозговымъ швомъ въ области передняго мозга, гдѣ у другихъ формъ находится передняя нервная группа. Самый передній отдѣлъ его достигаетъ до утолщенія, образующаго первоначально носовую пластинку, углубляющуюся потомъ въ носовую ямку. Его элементы тѣсно прилегаютъ къ цилиндро-образнымъ клѣткамъ носовой пластинки и частію вдаются между ихъ основаніями. Однимъ словомъ, получается эмбріональная форма иннерваціи. Такимъ образомъ является передъ нами тотъ интересный фактъ, что обонятельный органъ иннервируется первоначально отъ группы тройничнаго нерва, тогда какъ спеціальная иннервація его наступаетъ позже.

Съ точки зрѣнія филогенетическихъ ученій его можно бы было объяснить такимъ образомъ, что первоначально органъ обонянія былъ простымъ кожнымъ органомъ чувствъ и тогда онъ иннервировался только отъ группы *trigemini*; затѣмъ вторичнымъ путемъ развился *olfactorius*, и прежняя функція, не прекращаясь, уступила первенствующую роль новой [1]). Такъ какъ *ophthalmicus profundus* съ его производными достигаетъ глаза раньше, чѣмъ разовьется *opticus*, то, можетъ быть, и по отношенію къ глазу допустимы тѣ же соображенія.

Возвращаясь къ эмбріонамъ скатовъ, мы имѣемъ теперь въ виду *Raja sp?* на 21-й день развитія (Табл. VII, *fig. 30*). На первыхъ разрѣзахъ, направленіе которыхъ на рисункѣ указано, въ передней области задняго мозга наблюдается подъ эпидермомъ клѣточный комплексъ, который къ тройничному нерву прямаго отношенія не имѣетъ, и къ которому мы вернемся потомъ.

Изъ группы тройничнаго нерва прежде всего виденъ задній корень; сначала онъ незначителенъ и имѣетъ косое направленіе отъ мозга къ покровамъ, подъ которыми и тянется на всемъ почти своемъ протяженіи. Замѣчательно, что эпидермъ,

---

[1]) Разсужденія эти нѣсколько измѣняются, если допустить, что описываемый здѣсь передній отдѣлъ *ophthalmici profundi* представляетъ остатокъ передней нервной группы. Этотъ взглядъ будетъ обсужденъ впослѣдствіи.

который во всей передней части головы утолщенъ, здѣсь сразу дѣлается тоньше; тѣмъ яснѣе выступаетъ утолщеніе его въ верхней части челюстной дуги; тутъ начинается обособленіе челюстной вѣтви, и отсюда отходитъ *ophthalmicus profundus*. Направляясь къ глазу, онъ дѣлается сначала очень тонкимъ, а затѣмъ сразу расширяется въ мощную клѣточную группу, обхватывающую глазъ сзади, сверху и спереди, и достигаетъ до эпителіальнаго утолщенія, которымъ преформируется будущая носовая ямка.

За только что описаннымъ эмбріономъ слѣдуетъ *Raja clavata* трехнедѣльнаго возраста (Табл. I, *fig. 6*). Общая форма зачатка *trigemini* у этого эмбріона описана; переходя къ подробностямъ строенія и руководясь направленіемъ разрѣзовъ, начнемъ спереди. На первыхъ же изъ нихъ, проходящихъ черезъ передній мозгъ и *epiphysis*, подъ кожей и въ связи съ спиннымъ швомъ передняго мозга видны клѣточные комплексы, въ которыхъ, согласно прежде пріобрѣтеннымъ нами свѣдѣніямъ, мы сразу узнаемъ передніе концы *ophthalmici profundi*; собственно говоря, здѣсь должна быть передняя нервная группа, но выдѣлять её уже нѣтъ достаточныхъ основаній.

Эпидермъ, вообще по спинному шву утолщенный, надъ упомянутыми клѣточными комплексами утолщается еще замѣтнѣе, переходя затѣмъ въ носовую пластинку. На уровнѣ передняго края глаза становится вполнѣ очевиднымъ, что комплексъ этотъ стоитъ въ непосредственной связи съ тѣмъ, изъ котораго разовьется потомъ *ganglion ciliare*, и который обхватываетъ глазъ со всѣхъ свободныхъ сторонъ, образуя позади его болѣе опредѣленное клѣточное скопленіе, продолжающееся въ стволъ *ophthalmici profundi*.

Направленіе разрѣзовъ таково, что прежде всего вмѣстѣ съ концомъ *ophthalmici profundi* будетъ перерѣзанъ и нижній, а затѣмъ и верхній конецъ передняго корня *trigemini* (Табл. IV, *fig. 25, g*). Какъ видно изъ изображенія цѣльнаго эмбріона (Табл. I, *fig. 6*, *), корень этотъ имѣетъ довольно неправильныя очертанія, а потому является одновременно разрѣзаннымъ въ нѣсколькихъ мѣстахъ. Центральный конецъ его лежитъ

вблизи спинномозговаго шва; ниже онъ образуетъ небольшія узловидныя вздутія и переходитъ въ шнуръ, который состоитъ изъ нѣсколькихъ рядовъ клѣтокъ и расширяется потомъ въ пластинку, входящую въ составъ центральной части общаго зачатка *trigemini*. Эта послѣдняя имѣетъ очень неравномѣрную толщину и стоитъ сзади въ связи съ наиболѣе крупнымъ производнымъ группы *trigemini—ramus mandibularis*. Состоя всецѣло изъ клѣтокъ, послѣдній составляетъ прямое продолженіе задняго корня, конецъ котораго имѣетъ форму ромба, однимъ угломъ приходящагося между клѣточными гнѣздами въ стѣнкахъ четвертаго желудочка. Какъ видно изъ разрѣзовъ (Табл. IV, *fig. 24, V*), онъ отходитъ не столько сбоку, сколько снизу мозговой стѣнки.

Немного большую степень развитія представляетъ *Raja clavata* въ 11 mm длиной (Табл. I, *fig. 7*). Разрѣзы здѣсь идутъ въ другомъ направленіи, а потому и порядокъ появленія на нихъ различныхъ частей группы тройничнаго нерва другой.

Первые изъ нихъ проходятъ черезъ средній мозгъ и въ направленіи, приблизительно перпендикулярномъ переднему корню, который и появляется вскорѣ въ видѣ маленькой группы клѣтокъ между кожей и мозгомъ. Изъ *fig. 7*, Табл. I, уже видно, что центральный конецъ его опустился немного книзу, тогда какъ выше остается слабый слѣдъ. Нѣсколько ниже кучка клѣтокъ дѣлается объемистѣе и прилегаетъ къ кожѣ; съ другого боку эта утолщенная часть передняго корня является еще болѣе удаленной отъ спиннаго шва. На уровнѣ дна мозга корень дѣлается очень тонкимъ, а далѣе расширяется въ пластинку, передній край которой направляется впередъ и принадлежитъ уже глазному выросту (*ophthalmicus profundus*). Вблизи глаза эпителій надъ нимъ утолщается замѣтнѣе, чѣмъ это можно было наблюдать прежде, и оба образованія входятъ въ тѣсное другъ съ другомъ соприкосновеніе. Въ эпидермѣ, въ это время однослойномъ, въ мѣстѣ предстоящаго соприкосновенія съ будущимъ нервомъ появляется второй нижній слой, выступающій въ подлежащую соединительную ткань; клѣтки его обладаютъ крупными ядрами и, будучи въ незна-

чительномъ числѣ, прилегаютъ къ наружному слою, овальныя ядра котораго отчасти становятся большей осью перпендикулярно къ наружной поверхности. Нервное образованіе, подходящее къ этому утолщенію, пока состоитъ только изъ веретенообразныхъ клѣтокъ, концы которыхъ и прилегаютъ къ упомянутому утолщенію. Туда же группируются и клѣтки, несомнѣнно соединительнотканныя, и въ нихъ наблюдаются каріокинетическія фигуры. Такимъ образомъ здѣсь собираются всѣ составныя части органа чувствъ: своеобразно измѣняющійся эпидермъ, нервные элементы — въ видѣ эмбріональныхъ клѣтокъ нервнаго зачатка—и, наконецъ, соединительная ткань, образующая остовъ и оболочки. Какова собственно связь между эпидермическимъ и нервнымъ элементами, непосредственно рѣшить нельзя, такъ какъ пока еще не опредѣлилась дальнѣйшая судьба соприкасающихся здѣсь элементовъ. Во всякомъ случаѣ, несмотря на тѣсное соприкосновеніе, самостоятельность эпидермическихъ и нервныхъ элементовъ выражается въ различномъ для тѣхъ и другихъ характерѣ ядеръ. Непосредственно за эпидермическимъ утолщеніемъ нервные элементы группируются въ плотную массу, видимо представляющую формирующійся *ganglion ciliare*. Тѣсно лежащія другъ около друга ядра и отсутствіе промежутковъ между клѣтками составляютъ теперь отличительныя его особенности.

На однихъ разрѣзахъ съ *ganglion ciliare*, съ боковъ и снизу мозга наблюдается и главный корень[1]) *trigemini*; онъ представляетъ сплошной клѣточный комплексъ, кажется самостоятельнымъ и лишь прилегающимъ къ мозгу, съ которымъ его связуютъ наблюдаемыя въ ничтожномъ количествѣ тонкія нити. Въ этихъ данныхъ мы видимъ факты, которые имѣютъ отношеніе къ развитію нервныхъ корней и которые будутъ разсмотрѣны потомъ. Къ характеристикѣ главнаго корня *trigemini* на разрѣзахъ нужно отнести, во первыхъ, что между его элементами находятся многіе въ состояніи каріокинеза, и во вто-

---

[1]) Выраженіе „корень“ здѣсь и раньше имѣетъ самостоятельный смыслъ; оно обозначаетъ первоначальное эмбріональное образованіе, къ позднѣйшему корню имѣющее лишь косвенное отношеніе.

рыхъ, что въ срединѣ его уже появляется волокнистость, которая указываетъ на развитіе нервныхъ волоконъ.

На уровнѣ разрѣза, часть котораго изображена на *fig. 26*, Табл. IV, и немного выше задній корень тройничнаго нерва всей своей массой прилегаетъ къ накожнымъ покровамъ, а нѣсколько ниже, впереди *spiraculi*, такъ тѣсно соприкасается съ эпителіальными элементами, что при слабыхъ увеличеніяхъ невозможно указать между ними рѣзкой границы. Эпителій въ этомъ мѣстѣ утолщается, и въ немъ совершаются измѣненія, сходныя въ общихъ чертахъ съ тѣми, которыя наблюдаются при образованіи хрусталика глаза. Линзовидное утолщеніе его вдается внутрь и тѣсно обхватывается гангліеобразной частью задняго корня тройничнаго нерва. Направляющійся внизъ *ramus mandibularis* тѣсно прилегаетъ къ задней стѣнкѣ мандибулярной дуги и теряется въ ней, постепенно дѣлаясь тоньше.

Такимъ образомъ у описаннаго эмбріона, помимо прежде указанныхъ подробностей расчлененія, наблюдаются, во первыхъ, обособляющійся *ganglion ciliare*, а во вторыхъ, тѣсная связь зачатка *trigemini* съ эпидермомъ въ двухъ пунктахъ. Образованіе нервныхъ волоконъ имѣетъ мѣсто въ самой малой степени. Клѣточный характеръ задняго корня указываетъ на то, что эмбріональная дифференцировка его еще не закончена.

Близкую степень развитія къ только что описаннымъ эмбріонамъ скатовъ представляютъ зародыши *Pristiurus melanostomus* въ 5 и 8 mm длиной (Табл. VII, *fig. 32* и *33*); часть разрѣзовъ чрезъ послѣдній изображена на *fig. 16—22*, Табл. V. Согласно съ направленіемъ ихъ, спереди прежде всего долженъ появиться *ramus ophthalmicus profundus*; и дѣйствительно, уже въ плоскости зрительныхъ стеблей около глазныхъ пузырей наблюдаются группы клѣтокъ, которыя стоятъ въ связи съ названной нервной вѣтвью. Снизу такая группа клѣтокъ продолжается въ область обонятельной ямки. Въ болѣе опредѣленно очерченный зачатокъ эти клѣтки группируются въ области первой головной полости; а надъ этой послѣдней уже появляется и опредѣленно очерченный конецъ *ophthalmici profundi*.

Въ описываемую стадію у *Pristiurus* имѣетъ мѣсто развитіе нервныхъ волоконъ, а потому и конецъ этотъ имѣетъ особую структуру: волокна, окрашенныя гемотоксилиномъ въ розоватый оттѣнокъ, группируются въ средину нерва, а по периферіи располагаются ядра, въ общемъ имѣющія синюю окраску. Далѣе назадъ *ophthalmicus profundus* дѣлается толще; позади глаза онъ перемѣщается ближе къ покровамъ головы и по компактности своихъ элементовъ принимаетъ характеръ ганглія; въ дѣйствительности здѣсь и находится *ganglion ciliare.* Еще далѣе назадъ, на уровнѣ передней стѣнки второй головной полости, онъ, болѣе приблизившись къ кожѣ, дѣлаетъ острый выростъ по направленію къ той части ея, которая немного вдавлена, и гдѣ эпителій значительно утолщенъ. Сравнивая эту картину съ той, которая наблюдалась у только что передъ тѣмъ описаннаго зародыша *Rajae clavatae*, легко представить себѣ, что едва образовавшійся тамъ подъ эпидермомъ *ganglion ciliare* — здѣсь, обособившись, сохранилъ прежнюю связь съ нимъ при помощи элементовъ, преформирующихъ нервную вѣточку, которую Ванъ-Вейе (15; S. 21; f. 32, p. op.) описалъ подъ именемъ *portio ophthalmici profundi rami ophthalmici superficialis* (Табл. V, *fig. 22*). Центральная часть *ophthalmici profundi* тянется по верхней стѣнкѣ второй головной полости (Табл. VII, *fig. 33*) и, дѣлаясь тоньше, представляетъ болѣе опредѣленное волокнистое строеніе.

Въ связи съ *ganglion ciliare* здѣсь наблюдается также образованіе, которое до сихъ поръ не было замѣчено. На уровнѣ передней стѣнки второй головной полости (нѣсколько впереди разрѣза, изображеннаго на *fig. 22*, Табл. V) отъ внутренней немного обособившейся части названнаго ганглія къ основанію средняго мозга тянется тонкій шнуръ клѣтокъ. Хорошо видна связь его съ *ganglion ciliare*; конецъ же, направляющійся къ мозгу, теряется среди соединительнотканныхъ клѣтокъ, и мѣсто соединенія его съ мозгомъ на изучаемой серіи препаратовъ я подмѣтить не могъ. Общее впечатлѣніе изъ этихъ данныхъ то, что описываемый шнуръ выростаетъ изъ *ganglion ciliare* и связывается съ мозгомъ вторично. Шнуръ этотъ, по

положенію своему представляетъ *nervus oculomotorius*. Исходнымъ пунктомъ для его развитія является такимъ образомъ не мозгъ, а ганглiозный зачатокъ, прилегающій извнутри къ *ganglion ciliare* и имѣющій, повидимому, общее съ нимъ происхожденіе (Табл. VII, *fig. 33, III*).

Достойно замѣчанія, что отъ передняго корня *trigemini*, который всюду наблюдался нами до сихъ поръ, здѣсь, какъ кажется, не осталось слѣда, между тѣмъ *ramus ophthalmicus profundus* за второй головной полостью вступаетъ въ связь съ ганглiознымъ вздутіемъ *trigemini*, въ которомъ узнается *g. Gasseri*. *Ramus mandibularis* виденъ уже на разрѣзахъ, проходящихъ чрезъ средину второй головной полости, и тянется снаружи отъ нея подъ кожей. Въ периферической части своей онъ представленъ группой клѣтокъ, рыхло лежащихъ подъ наружнымъ покровомъ челюстной дуги; въ центральномъ отдѣлѣ онъ переходитъ въ ганглiозное утолщеніе, представляющее зачаточный гассеровъ узелъ. При всемъ этомъ задній корень *trigemini*, будучи съуженъ у мозга, сохраняетъ клѣточное строеніе [1]).

Наиболѣе развитой изъ изученныхъ мною зародышей ската (*Raja sp?*) имѣлъ двадцатишестидневный возрастъ, значительной длины *ductus endolymphaticus* и наружныя жабры на гіоидной и двухъ жаберныхъ дугахъ. У него изъ образованій, принадлежащихъ къ группѣ тройничнаго нерва, на горизонтальныхъ разрѣзахъ отъ брюшной стороны прежде всего появляется перефирическая часть *ophthalmici profundi* между стѣн-

---

[1]) У описываемаго эмбріона въ области средняго мозга накожные покровы на спинной сторонѣ образуютъ большую складку, спускающуюся на одинъ бокъ; съ другого же боку подъ эпидермомъ наблюдается клѣточный островокъ, по положенію своему соотвѣтствующій ганглiознымъ остаткамъ отъ передняго корня *trigemini* (Табл. VII, *fig. 33,**). Утверждать это съ полной увѣренностью однако нельзя, такъ какъ образованіе это лежитъ совершенно изолированно отъ нервной системы. Сходное явленіе наблюдается и *Pristiurus* въ 13 mm.

ками второй головной полости и накожными покровами съ утолщеннымъ эпидермомъ. Одиночная первоначально группа клѣтокъ распадается затѣмъ на двѣ, изъ которыхъ одна приближается къ наружнымъ покровамъ, а другая сохраняетъ прежнее положеніе. Далѣе назадъ оба образованія сливаются снова въ одинъ крупный гангліи, наружный конецъ котораго прилегаетъ къ утолщенному эпидерму; въ немъ мы узнаемъ *g. ciliare*; на уровнѣ брюшной стѣнки мозга отъ него отдѣляется клѣточноволокнистый шнуръ, который направляется внутрь и, слегка изгибаясь (вѣроятно вслѣдствіе общаго сжатія зародыша отъ обработки), тончайшимъ концомъ достигаетъ дна мозговой трубки. Очевидно, что и въ данномъ случаѣ мы имѣемъ дѣло съ образованіемъ *n. oculomotorii*.

Представленный здѣсь способъ развитія его находитъ опору въ слѣдующихъ соображеніяхъ. Упомянутый выше клѣточноволокнистый шнуръ наблюдается на трехъ другъ за другомъ слѣдующихъ разрѣзахъ: на первомъ часть клѣтокъ нервнаго узла *(g. ciliare)* около накожныхъ покрововъ является разрыхленной, при чемъ нѣкоторыя изъ нихъ слегка перемѣстились въ сторону центральной нервной системы; тогда какъ стѣнка послѣдней въ мѣстѣ будущаго корня *oculomotorii* остается безъ измѣненія; тончайшее волоконце, около нея наблюдаемое, можетъ быть принято за периферическій конецъ тѣхъ волоконъ, которыя наблюдаются главнымъ образомъ на слѣдующемъ разрѣзѣ. Отъ передней части ганглія *(g. ciliare)*, почти перпендикулярно къ кожѣ, отходитъ нѣсколько тонкихъ волоконъ, на которыхъ сидятъ ядра, какъ это обыкновенно наблюдается въ эмбріональныхъ нервахъ; на нѣкоторомъ разстояніи отъ ганглія наблюдается какъ бы расщепленіе этихъ волоконъ, при чемъ часть ихъ сохраняетъ прежнее направленіе, а другая уклоняется впередъ; такъ какъ около этой послѣдней больше всего группируется ядеръ, то она кажется наиболѣе толстой, образуя выше названный шнуръ. Приближаясь однако къ дну средняго мозга, послѣдній принимаетъ исключительно волокнистый характеръ, при чемъ волокна дѣлаются тоньше и уменьшаются въ числѣ; у самой мозговой стѣнки

видпѣется единственное волоконце, часть котораго была уже видна и на предъидущемъ разрѣзѣ. На третьемъ разрѣзѣ *g. ciliare* является расщепленнымъ на два отдѣла: одинъ меньшихъ размѣровъ, тотчасъ подъ эпидермомъ, другой большій около головной полости. Выше указанныя волокна видимо связаны съ первымъ изъ нихъ, и ихъ можно прослѣдить приблизительно до половины протяженія между гангліемъ и нервной трубкой. Около послѣдней нѣтъ никакихъ волокнистыхъ образованій, и стѣнка ея по прежнему остается безъ измѣненій. На слѣдующемъ разрѣзѣ отъ волоконъ нѣтъ уже ни малѣйшаго слѣда. Въ виду того, что на всѣхъ предъидущихъ разрѣзахъ они были связаны съ *g. ciliare* или съ его отдѣломъ, а съ мозговой трубкой лишь на одномъ изъ нихъ и то сомнительно,—такъ какъ соединеніе ихъ съ ганглiемъ сопряжено съ его внутренней дифференцировкой, а со стороны мозговой трубки никакихъ измѣненій не наблюдается,—и такъ какъ скопленіе волоконъ со стороны ганглія болѣе значительно и богато ядрами, чѣмъ на другомъ концѣ,—то мы дѣлаемъ заключеніе, что шнуръ, слагающійся изъ этихъ волоконъ, является производнымъ ганглія и связуется съ мозговой трубкой вторично. Такъ представляется образованіе *n. oculomotorii* съ одной стороны зародыша. Съ другой, развитіе его въ зависимости отъ ганглія является болѣе очевиднымъ. Тамъ онъ замѣтенъ только на одномъ разрѣзѣ въ видѣ клѣточнаго шнура на половинѣ протяженія отъ ганглія до мозга, котораго онъ еще не достигъ, такъ какъ ни на предъидущемъ, ни на послѣдующемъ разрѣзахъ его продолженія не наблюдается.

У *Torpedo ocellata* въ 10 mm длиной образованіе *n. oculomotorii* представляется совершенно такимъ же, какъ у *Pristiurus melanostomus* въ 8 mm длиной и *Raja sp!* на 26-й день развитія. Что исходнымъ пунктомъ его развитія служитъ ганглій, а не мозгъ, доказывается тѣмъ, что вблизи ганглія онъ является пучкомъ волоконъ, около котораго ядра расположены въ два и три ряда (Табл. VII, *fig. 21*), тогда какъ у дна средняго мозга онъ дѣлается замѣтно тоньше, и ядра около него попа-

даются только по два или въ одиночку. Вблизи мозга на нѣкоторомъ протяженіи наблюдаются только голыя волокна, и съ одной стороны видно, какъ одиночное волокно, слегка изгибаясь (результатъ обработки), входитъ въ дно мозга, среди элементовъ котораго въ этомъ мѣстѣ никакихъ особыхъ измѣненій не замѣчается (Табл. VII, *fig. 22)*.

У *Pristiurus melanostomus* въ 10 mm относительно глазодвигательнаго нерва сохраняются тѣ же отношенія, т. е. значительное развитіе нерва вблизи ганглія и тонкій и повидимому даже недостигающій мозговой трубки другой конецъ его. У той же формы въ 11,5 mm этотъ конецъ, оставаясь очень тонкимъ, видимо вступаетъ въ связь съ дномъ мозга, тогда какъ у *ganglion ciliare* онъ является по крайней мѣрѣ вдвое болѣе толстымъ (Табл. VII, *fig. 34, III*).

Сходную съ представленной картину развитія *oculomotorii* даетъ для *Acanthias vulgaris* (около 1 ctm. длиной) Ю. Плэтъ (42; p. 99. Pl. V, Sec. 1—3).

Въ противоположность только что предъ тѣмъ изученному зародышу *Pristiurus*, отъ передняго корня *trigemini* у *Raja sp?* на 26-й день развитія имѣется значительный остатокъ. Уже при изученіи зародыша цѣликомъ остатокъ этотъ былъ замѣченъ по заднему краю средняго мозга въ видѣ узла, книзу переходящаго въ нить, конецъ которой скоро теряется (Табл. I, *fig. 8*, *). Сравнивая между собой *fig. 7* и *8*, Табл. I, естественно заключить, что средняя часть передняго корня атрофировалась, и по бокамъ средняго мозга остались отъ него только гангліевидныя образованія, имѣющія, какъ увидимъ позже, свою судьбу въ дальнѣйшемъ развитіи черепныхъ нервовъ.

Послѣ соединенія *rami ophthalmici profundi* съ *ganglion Gasseri* и надъ нимъ отъ послѣдняго, тотчасъ подъ накожными покровами, отдѣляется группа клѣтокъ въ видѣ тонкой пластинки. Послѣдняя видимо представляетъ остатокъ периферическаго отдѣла передняго корня, но съ обособившимся гангліеобразнымъ центральнымъ концомъ его никакой связи уже не

имѣетъ. По положенію ей соотвѣтствуетъ *portio trigemini rami ophthalmici superficialis* [1]).

Съ изложенными данными мы можемъ уже выработать совершенно ясное представленіе о конечномъ характерѣ диффеpенцировки общаго зачатка группы тройничнаго нерва, и этому не мало способствуетъ недавно публикованное сообщеніе Фрорипа о развитіи *n. trochlearis* (44; S. 55), а отчасти выше цитированное изслѣдованіе Ю. Плэтъ (42).

Изученіе эмбріоновъ электрическаго ската 6—16 mm длиной привели Фрорипа къ заключенію, что *n. trochlearis* развивается на счетъ того образованія, которое Дорнъ описалъ какъ самостоятельный передній черепной ганглій, и которое происходитъ изъ передняго отдѣла ганглiозной полоски. У зародыша *Torpedo* въ 6 mm длиной онъ представляетъ его приблизительно такъ же, какъ у насъ при * на *fig. 4* и *5*, Табл. I. Позже, у зародыша въ 9 mm, передній конецъ этого образованія распадается на нѣсколько островковъ, и связь ихъ съ зачаткомъ *trigemini* прерывается, подобно тому, что только что было описано выше и представлено при * на *fig. 8*, Табл. I. Наконецъ, у зародыша въ 16 mm является уже развитой *n. trochlearis*, начинающійся на заднемъ краю средняго мозга вблизи срединной спинной линіи; опускаясь косо внизъ, онъ на уровнѣ брюшнаго контура мозговой трубки распадается какъ бы въ сплетеніе, съ которымъ и находится въ связи грушеобразный ганглій. Одна вѣтвь отъ послѣдняго направляется къ спинѣ въ главный стволъ *n. trochlearis*, другая же въ обратномъ направленіи, въ глазную область.

Соглашаясь съ Дорномъ, что ганглій этотъ имѣетъ скоропреходящую природу (у зародыша въ 20 mm нѣтъ его уже и слѣда), Фрорипъ въ противуположность названному из-

---

[1]) Образованіе этой нервной вѣтви можетъ быть подмѣчено у *Pristiurus melanostomus* въ 5, (Табл. VII, *fig. 32, tr'*), 10 и 11,5 mm длиной, равно какъ и у *Torpedo ocellata* въ 10 mm. Послѣднее обстоятельство опровергаетъ свидѣтельство Дорна, по которому „es ist nun eine bemerkenswerthe Erscheinung, dass bei *Torpedo* kein N. opthalmicus superficialis portio minor seu Trigemini besteht“ (16; S. 62).

слѣдователю высказывается за органическую связь между этимъ гангліемъ и блоковымъ нервомъ.

Сравнивая описанный зародышъ (l. c. S. 58) съ болѣе юными, онъ находитъ, что грушевидный ганглій блоковаго нерва образуется на мѣстѣ (и вѣроятно на счетъ) тѣхъ кучекъ клѣтокъ, которыя остаются отъ темяннаго выроста тройничнаго нерва. Такимъ образомъ, сначала совершается превращеніе этихъ кучекъ въ грушевидный ганглій, на счетъ котораго уже по мнѣнію Фрорипа позже появляется *n. trochlearis*. Какъ ни страннымъ кажется такое развитіе двигательнаго нерва, мы считаемъ его вполнѣ вѣроятнымъ, такъ какъ и образованіе *n. oculomotorii*, на основаніи выше сказаннаго, является ему вполнѣ аналогичнымъ. Недавнія изслѣдованія Плэтъ (42), являясь самостоятельными, рѣшительно подтверждаютъ центростремительный ростъ названныхъ нервовъ глазныхъ мышцъ. Наши собственныя наблюденія касательно развитія *trochlearis* также говорятъ въ пользу толкованія Фрорипа и Плэтъ. Стоитъ взглянуть на *fig. 4—8*, Табл. I, чтобы узнать въ переднемъ корнѣ *trigemini* (*) темянной выростъ Фрорипа [1]. Нѣкоторыя подробности касательно судьбы его будутъ сообщены въ дальнѣйшемъ изложеніи. До сихъ поръ мы описывали его у скатовъ; что же касается *Acanthias vulgaris*, то выше указано было, въ какомъ видѣ онъ наблюдается у этой формы первоначально (эмбріоны 6—10 mm длины). Позже онъ редуцируется, и остатки его не представляютъ постоянныхъ образованій. Развитіе *n. trochlearis* здѣсь, согласно съ свидѣтельствомъ Плэтъ, должно быть поставлено въ связь съ образованіемъ *ophthalmici superficialis trigemini*.

Acanthias vulgaris въ 14 mm въ группѣ тройничнаго нерва обладаетъ всѣми признаками конечнаго расчлененія. Прежде всего мы видимъ осложненіе въ корнѣ его, который является очень широкимъ, и въ которомъ наблюдается раздвоеніе,

---

[1]) У *Torpedo ocellata* въ 10 mm я наблюдалъ картину, вполнѣ соотвѣтствующую представленной Фрорипомъ для этой формы.

рождающееся, какъ кажется, изъ слѣдующихъ условій. Корневая часть зачатка *trigemini* у болѣе юныхъ (7 mm) эмбріоновъ *Acanthias* является широкой, но по общему правилу развитія черепныхъ нервовъ остается лишь въ тѣсномъ соприкосновеніи съ мозгомъ, тогда какъ образованіе настоящихъ корней наступаетъ потомъ. Раньше оно наблюдается въ задней части, позже—въ передней. Съ образованіемъ этого передняго корня мы кажется, и имѣемъ дѣло у изучаемаго зародыша, гдѣ задній корень представленъ уже значительнымъ пучкомъ нервныхъ волоконъ. На тангенціальныхъ разрѣзахъ чрезъ корень *trigemini* вблизи мозга и параллельно краю его лежитъ продолговатая кучка клѣтокъ (клѣточная часть корня), между заднимъ концомъ которой и мозгомъ тянется толстый пучекъ волоконъ; послѣднія, войдя въ мозгъ, по периферіи его направляются преимущественно назадъ. Этотъ пучекъ, видимый на значительномъ числѣ разрѣзовъ, и есть задній корень *trigemini*. Между переднимъ концомъ вышеуказанной кучки и мозгомъ также можно замѣтить нѣсколько тонкихъ волоконъ, но лишь на трехъ разрѣзахъ; при этомъ, вступая въ мозгъ, они не вызываютъ тамъ видимой дифференцировки, т. е. просто теряются между клѣтками мозговой стѣнки. Ниже клѣточная пластинчатая часть корня переходитъ въ объемистую ганглiозную массу (*ganglion Gasseri*), отъ которой спереди и снаружи отдѣляется небольшая вѣточка — *portio trigemini ophthalmici superficialis*, а немного ниже и ближе внутрь—*ramus ophthalmicus profundus*. За задней стѣнкой второй головной полости происходитъ раздвоеніе челюстныхъ вѣтвей: *ramus maxillaris* обособляется отъ *r. mandibularis*; по внутренней стѣнкѣ ея сначала, а потомъ по передней тянется довольно тонкій *ophthalmicus profundus*, который впереди ея вступаетъ тонкой вѣточкой въ связь съ эпидермомъ и входитъ въ глубже лежащій *ganglion ciliare*, съ внутреннимъ угломъ котораго связуется довольно значительной толщины *n. oculomotorius*. Дальше конецъ *ophthalmici profundi* переходитъ на верхнюю и внутреннюю поверхность глаза и, дѣлаясь понемногу тоньше, здѣсь теряется. *R. maxillaris* въ разрѣзѣ представляется состоящимъ

изъ нѣсколькихъ пучковъ; всѣ они одновременно теряются подъ эпидермомъ верхняго края челюстной дуги [1]). *Ramus mandibularis* слѣдуетъ за продолженіемъ второй головной полости въ челюстную дугу и тѣсно прилегаетъ къ его наружной стѣнкѣ до самаго конца.

У *Acanthias vulgaris* въ 15 mm *r. ophthalmicus profundus* по внутренней и верхней поверхности глаза достигаетъ его передняго края, гдѣ, тѣсно прилегая къ нему, образуетъ родъ утолщенія, отъ котораго впередъ тянется вѣточка, теряющаяся надъ носовой ямкой. *Portio trigemini ophthalmici superficialis* развита очень слабо; остальныя вѣтви—какъ у эмбріона въ 14 mm. У зародыша въ 16 mm наблюдается на мѣстѣ передняго корня *trigemini* отдѣльный гангліозный островокъ, сходный съ представленнымъ Фрорипомъ у *Torpedo* въ 16 mm.

У *Acanthias vulgaris* въ 18 mm *g. ciliare* (*mesocephalicum*) приближается къ *g. Gasseri*, но еще не слитъ съ нимъ. Корень *trigemini* широкъ въ основаніи и представляетъ раздвоеніе на двѣ порціи (Табл. V, *fig. 29*; *V*, *V′*). При этомъ волокна каждой изъ нихъ выходятъ изъ мозга подъ разными углами и въ толщѣ гассерова узла перекрещиваются. Такъ *ramus ophthalmicus profundus* получаетъ волокна изъ задней порціи; *ramus maxillaris* частію изъ задней, частію изъ передней; *ramus mandibularis*—преимущественно изъ задней [2]).

Указанные факты противорѣчатъ утвержденію Ванъ-Вейе, что оба корня тройничнаго нерва имѣютъ различную природу, равнымъ образомъ и тому, что передній корень принадлежитъ исключительно глазной вѣтви—*r. ophthalmicus profundus* (15; S. 25). Ходъ волоконъ изъ корней въ вѣтви *trigemini* — смѣшанный и заслуживаетъ спеціальнаго изслѣдованія.

У *Acanthias* въ 19 mm *n. oculomotorius*, болѣе толстый въ

---

[1]) У *Pristiurius* въ 11,5 mm *ramus maxillaris* и *r. mandibularis* раздѣлены только въ самомъ периферическомъ отдѣлѣ.

[2]) Подобный же ходъ волоконъ я замѣтилъ и на позднѣйшей стадіи (*Acanthias* въ 27 mm).

периферическомъ концѣ, чѣмъ въ центральномъ, лежитъ рядомъ съ *g. ciliare* и связуется съ нимъ лишь тонкой вѣточкой. Что же касается этого послѣдняго, то онъ значительно подвинутъ назадъ. *N. trochlearis* у описываемаго эмбріона на всемъ протяженіи еще не существуетъ, но наблюдаются волокна, которыя могутъ быть поставлены съ нимъ въ генетическую связь. Лучше дѣло обстоитъ у зародыша въ 23 mm. Здѣсь *trochlearis* имѣетъ уже волокнистое строеніе; волокна его выходятъ по заднему краю средняго мозга на обѣ стороны, немного отступя отъ спиннаго шва, но на разрѣзахъ ихъ можно прослѣдить вплоть до срединной линіи. Исключительно волокнистый характеръ присущъ ему въ его центральной части; далѣе на немъ видны уже ядра. Онъ опускается книзу, въ пространство между мозгомъ и накожными покровами и приближается къ этимъ послѣднимъ. Въ средней части своей онъ является болѣе толстымъ, къ периферіи утончается снова и, подходя подъ *ramus ophthalmicus superficialis, portio facialis*, иннервируетъ *musculus obliquus superior*. Сверху и со стороны *n. trigemini* къ этому послѣднему подходитъ также тонкая нервная вѣтвь, которая, минуя *m. obliquus sup.*, какъ бы вступаетъ въ соединеніе съ концомъ *n. trochlearis*. По положенію своему вѣтвь эта должна быть принята за *ramus ophthalmicus superficialis, portio trigemini*. Какъ ни странно соединеніе двухъ названныхъ нервовъ (*trochlearis* и *ophth. superficialis trigemini*) у *Acanthias*, на него съ особеннымъ вниманіемъ указываетъ Плэтъ (42; p. 96). Передъ нами, слѣдовательно, является тотъ фактъ, что первичный *trochlearis* однимъ концомъ связуется съ главнымъ стволомъ *trigemini*, а другимъ съ мозгомъ. Съ другого боку того же эмбріона *trochlearis* развитъ слабѣе, тогда какъ *ophthalmicus superficialis trigemini* выраженъ совершенно ясно. Центральный конецъ *trochlearis* здѣсь представленъ пучкомъ волоконъ, выходящихъ изъ мозга перпендикулярно его стѣнкѣ и затѣмъ теряющихся въ мезодермѣ; между тѣмъ отъ конца *ophthalmici superficialis trigemini* надъ *musculus obliquus superior* отдѣляются волокна въ сторону *trochlerаris*, съ которымъ, весьма вѣроятно, и соединяются. Если такимъ образомъ наблюдаемые факты и объясненіе

ихъ вѣрны, то, согласно съ Плэтъ (42), *n. trochlearis* образуется изъ двоякаго рода волоконъ: частію они выходятъ изъ мозга, частію изъ *portio trigemini rami ophthalmici superficialis.* Съ одного боку у изучаемаго эмбріона оба рода волоконъ еще не успѣли соединиться другъ съ другомъ, тогда какъ съ другого—соединеніе это совершилось, и мы имѣемъ дѣло съ сформированнымъ нервомъ.

Что же касается до *portio trigemini ophthalmici superficialis,* то эта вѣтвь развивается изъ той части зачатка *trigemini,* гдѣ, какъ мы видѣли это у *Acanthias* и *Rajides* на болѣе раннихъ стадіяхъ, связуется съ нимъ передній корень, дистальный конецъ котораго такимъ образомъ можетъ быть поставленъ съ названной вѣтвью въ генетическія отношенія. Плэтъ утверждаетъ это положительно, разсматривая передній корень какъ первичный *trochlearis;* мои наблюденія (эмбріоны *Acanthias* 22—27 mm.) отчасти говорятъ въ пользу такого заключенія; Дорнъ также даетъ указаніе, что его передній гангліи (остатокъ передняго корня *trigemini)* „in die Bahn des R. ophthalmicus superficialis portio Trigemini geräth und dadurch diesem Nerven einen ganz eigenthümlichen Charakter verleiht“ (17; S. 353). Тѣмъ не менѣе вопросъ этотъ долженъ быть подвергнутъ новой разработкѣ, и по тому, что мы знаемъ до сихъ поръ, связь *trochlearis* съ тройничнымъ нервомъ должна быть разсматриваема, какъ временное явленіе.

Изложенныя выше данныя относительно развитія *n. oculomotorii* и *n. trochlearis* ставятъ ихъ въ зависимость отъ дальнѣйшей дифференцировки общаго первоначально зачатка группы тройничнаго нерва. Въ этомъ смыслѣ я и высказался въ своемъ предварительномъ сообщеніи (45). *Oculomotorius* происходитъ изъ первичнаго *g. ciliare,* или вѣрнѣе не прямо изъ него, а изъ особаго участка, отъ него отдѣляющагося,—*ganglion oculomotorii.* Относительно образованія этого ганглія мы находимъ указаніе у Дорна (16; S. 60). Элементы его производятъ нервныя волокна въ направленіи къ мозгу; изъ нихъ то и слагается первичный *oculomotorius.*

Первичный *trochlearis* также, согласно съ Фрорипомъ, вростаетъ въ мозгъ своими волокнами, источникомъ образованія которыхъ является ганглій, представляющій остатокъ передняго корня *trigemini*. По Плэтъ, кромѣ послѣдняго, въ образованіи *trochlearis* принимаютъ участіе и волокна, выходящія изъ мозга. Я съ своей стороны утверждаю это не только для *trochlearis*, но и для *oculomotorius*.

Очевидно, такимъ образомъ, что въ изученіи развитія этихъ нервовъ нужно исходить изъ другихъ совсѣмъ соображеній, чѣмъ тѣ, которыя лежали въ основѣ изслѣдованій этого рода до сихъ поръ. Равнымъ образомъ, въ виду способа образованія ихъ, первоначально они являются нервами центростремительными, т. е. одной природы съ чувствительными нервами. Въ вопросѣ о метамеріи имъ несомнѣнно должна быть отведена роль, отличная отъ приписываемой имъ до послѣдняго времени.

Болѣе подробное изученіе развитія нервовъ глазныхъ мышцъ не входило въ программу настоящаго изслѣдованія, а потому факты, относящіеся сюда, имѣютъ случайную группировку и не вездѣ достаточную обработку. Тѣмъ не менѣе мы воспользовались ими въ связи съ литературными данными для характеристики всей группы тройничнаго нерва.

Когда печаталась эта глава, мнѣ стало извѣстно послѣднее изслѣдованіе Дорна о развитіи нервовъ глазныхъ мышцъ (63). По содержанію своему оно не можетъ оказать вліянія на наше изложеніе, тѣмъ болѣе, что ему были неизвѣстны почти одновременно появившіяся сообщенія Плэтъ (41), и Фрорипа (44), которыя обойти молчаніемъ въ данномъ вопросѣ невозможно.

Что касается развитія *oculomotorii*, то Дорнъ отказывается отъ прежняго своего сообщенія (16; S. 60) и началомъ этого нерва считаетъ неправильную сѣть клѣточныхъ отростковъ изъ дна средняго мозга; важную роль въ образованіи его онъ приписываетъ элементамъ, выходящимъ изъ мозга, и думаетъ поставить ихъ въ генетическую связь съ гангліозными образо-

ваніями *n. oculomotorii*, наблюдаемыми у взрослыхъ формъ. Не входя въ подробный разборъ сообщаемыхъ Дорномъ фактовъ, (что имѣется въ виду сдѣлать въ особомъ изслѣдованіи), я укажу только, что, къ большому удивленію, онъ имѣлъ дѣло далеко не съ первыми фазами развитія *oculomotorii*. Fig. 1 — 5, Taf. I, изображаютъ у него закладку этого нерва у *Scyllium canicula* въ 12 mm длиной. Между тѣмъ, по моимъ наблюденіямъ, у другихъ формъ онъ является раньше: у *Pristiurus* въ 8 mm; у *Raja* и *Torpedo* въ 10 mm, что согласно и съ Плэтъ (*Acanthias*). Картина, представленная здѣсь Дорномъ, не нова и точно такая же наблюдалась мною у *Acanthias* въ 13 mm; отношенія *oculomotorii* къ *g. ciliare* указаны имъ вѣрно, но также соотвѣтствуютъ позднѣйшимъ стадіямъ и естественно отличаются отъ данныхъ Плэтъ (42; Pl. V, Sec. 1–3) и моихъ (Табл. VII, *fig. 21, 22*). Относительно развитія *trochlearis* Дорнъ не даетъ ничего новаго, а между тѣмъ съ другой точки зрѣнія имъ раньше (16; S. 62) были представлены факты, которые могутъ быть связаны съ первымъ появленіемъ этого нерва въ смыслѣ Фрорипа.

Изъ вышеизложеннаго относительно группы тройничнаго нерва мы можемъ сдѣлать слѣдующія заключенія:

1. Общій зачатокъ въ проксимальномъ отдѣлѣ распадается на два корня, изъ которыхъ задній получаетъ большее и существеннѣйшее развитіе.

2. Изъ задняго корня происходятъ челюстной и глазной выросты; первый изъ нихъ даетъ *ramus mandibularis*, а потомъ *ramus maxillaris;* второй—*ramus ophthalmicus profundus.*

3. Въ центральной части зачатка и въ болѣе тѣсной связи съ челюстнымъ выростомъ развивается потомъ *ganglion Gasseri;* въ периферической части глазнаго — *ganglion ciliare* (*mesocephalicum* Бирда).

4. Передній корень подвергается регрессивному перерожденію; на мѣстѣ дистальнаго его конца, въ связи съ центральной частью зачатка *trigemini*, развивается *ramus ophthalmicus superficialis, portio trigemini;* проксимальный же конецъ его,

теряя связь съ дистальнымъ, даетъ начало преходящему ганглію, при участіи котораго по Фрорипу образуется *n. trochlearis;* послѣдній въ то же время, можетъ быть, стоитъ въ генетической связи съ *ramus ophthalmicus superficialis, portio trigemini.*

5. *Ganglion ciliare* подвергается дальнѣйшему расчлененію: изъ него выдѣляется, повидимому, *ganglion oculomotorii,* при участіи котораго развивается *n. oculomotorius.*

Въ такомъ видѣ развитіе группы тройничнаго нерва даетъ намъ о ней совершенно особое представленіе.

По порядку и способу расчлененія общаго зачатка периферической нервной системы, мы должны отвести этой группѣ такое же значеніе, какъ выше описанной передней группѣ, какъ слѣдующей за ней группѣ личнаго нерва и т. д. Но тогда какъ передняя группа, временно появляясь, дальнѣйшаго развитія не достигаетъ и съ возрастомъ пропадаетъ безслѣдно, (если не признать участія ея въ образованіи обонятельнаго ганглія, о чемъ будетъ сказано позже), — группа *trigemini* получаетъ широкое развитіе, претерпѣваетъ своеобразное расчлененіе и въ развитіи отдѣльныхъ частей достигаетъ того разнообразія, которое давало поводъ производныя его разсматривать, какъ самостоятельныя образованія. Обиліе производныхъ этихъ, получающихъ впослѣдствіи, по мнѣнію многихъ авторовъ, характеръ самостоятельныхъ метамерныхъ образованій, совпадаетъ съ развитіемъ въ занимаемой ими области значительнаго числа головныхъ сомитовъ, какъ это впервые показалъ Дорнъ (17), потомъ представилъ Кильянъ (46), и что я могу подтвердить и съ своей стороны.

Разсматривать ли расчлененіе *trigemini,* какъ остатокъ отъ прежде существовавшей здѣсь ясной метамерности, или же видѣть въ этомъ лишь примѣненіе къ условіямъ роста этой части головы, вызваннымъ физіологическими потребностями, это вопросъ, къ рѣшенію котораго въ ту или другую сторону теперь прійти невозможно. Мнѣ кажется, что оба направленія въ данномъ случаѣ для дальнѣйшаго развитія его будутъ плодотворны.

III.

Група лицеваго нерва.

Подъ этой группой мы подразумѣваемъ тотъ отдѣлъ головной периферической нервной системы, который въ начальномъ образованіи былъ описанъ Бальфуромъ и Маршалломъ какъ *общій* зачатокъ для слуховаго и лицеваго нервовъ, и который въ дальнѣйшемъ развитіи, кромѣ названныхъ нервовъ, производитъ *portio facialis rami ophthalmici superficialis* и *ramus buccalis.* Мы пріурочили эту группу лицевому нерву, потому что, представляя первоначально однородный зачатокъ, она прежде всего выдѣляетъ эмбріональный *facialis*, а также и потому, что всѣ производныя ея, столь разнородныя въ развитомъ состояніи, сначала несутъ характеръ, присущій названному нерву.

Картина общаго развитія *acusticofacialis*, представленная Ванъ-Вейе (15), находитъ полное подтвержденіе и въ моихъ наблюденіяхъ. Мнѣ остается здѣсь сдѣлать лишь дополненія относительно частностей начальнаго развитія, которыя имѣютъ интересъ въ видахъ опредѣленія, съ одной стороны, отношеній группы лицеваго нерва къ другимъ эмбріональнымъ нервнымъ группамъ, а съ другой — взаимныхъ отношеній между ея производными.

Первичный зачатокъ ея представляетъ непосредственное продолженіе назадъ отъ зачатка группы тройничнаго нерва и сначала не отдѣляется ни отъ этой послѣдней, ни отъ слѣдующей за ней группы блуждающаго нерва (Табл. I, *fig. 1, af*). Обособленіе его раньше совершается спереди, со стороны *trigemini* (Табл. VII, *fig. 25 — 28*), и совершается постепенно, такъ что первоначальная генетическая связь между обѣими группами выражается еще нѣкоторое время небольшимъ числомъ клѣтокъ, лежащихъ между ними по спинному шву (Табл. I, *fig. 2*; Табл. VII, *fig. 27*). Эти факты вполнѣ опровергаютъ утвержденіе Рабля, по которому у *Pristiurus* (18; S. 222) *acusticofacialis* возникаетъ нѣсколько позже на нѣкоторомъ разстояніи и самостоятельно отъ зачатка *trigemini.*

Указанное выше обособленіе является главнымъ образомъ какъ результатъ роста мозга въ длину въ промежуткѣ между группами. Развитіе каждой группы по бокамъ головы все болѣе и болѣе удаляетъ другъ отъ друга периферическіе ихъ отдѣлы. Скоро (Табл. VII, *fig.* 25 — 28) онѣ настолько отдѣляются другъ отъ друга, что кажутся совершенно самостоятельными образованіями. Сзади зачатокъ группы лицеваго нерва очень слабо отдѣляется отъ слѣдующей нервной группы; промежутокъ между ними такъ ничтоженъ, что просвѣчиваетъ лишь въ видѣ слабо выраженной щели, не совсѣмъ заполненной клѣтками.

Что касается протяженія упомянутаго зачатка, то по бокамъ онъ спускается сначала немного (Табл. IV, *fig.* 6), а потомъ почти до уровня дна мозговой трубки, и въ это время не представляетъ еще внутренняго расчлененія. Эмбріонъ, изображенный на *fig.* 28, Табл. VII, былъ изученъ на разрѣзахъ, и здѣсь можно видѣть подробности внутренняго строенія зачатка. Наружная связь его съ группой *trigemini* прервана, но въ спинной стѣнкѣ мозга слѣды ея остались въ видѣ вдающейся въ мозговую полость складки. Отъ этой послѣдней исходятъ передніе элементы зачатка въ видѣ разбросанныхъ клѣтокъ по спинному шву. Дальше назадъ вся спинная стѣнка мозговой трубки является какъ бы замѣщенной зачаткомъ группы лицеваго нерва. Явленія митоза въ клѣткахъ его, чаще ближе къ мозговой полости, указываютъ на источникъ происхожденія новыхъ элементовъ (Табл. IV, *fig.* 40). Зачатокъ спускается на бока мозга и наружными концами тѣсно прилегаетъ къ утолщенному здѣсь эпидерму. Краевыя клѣтки его даютъ отростки, подходящіе къ эпидерму, но самостоятельность и нервныхъ, и эпителіальныхъ элементовъ остается внѣ сомнѣнія (Табл. II, *fig.* 15; *e*, *a*).

Среди клѣтокъ боковыхъ частей зачатка также наблюдаются каріокинетическія фигуры,—ясно, что ростъ ихъ совершается отчасти и самостоятельно. Ниже всего опускаются боковыя части зачатка надъ гіоидной дугой. Что же касается эпидермическаго утолщенія надъ нимъ, продолжающагося на-

задъ въ болѣе замѣтное слуховое утолщеніе, то оно составляетъ часть общаго жабернаго утолщенія. Табл. II, *fig. 16*, представляетъ наибольшую толщину (*a*) этого образованія въ слуховой области, тогда какъ зачатокъ периферической нервной системы, соотвѣтствующій будущему слуховому нерву, является ничтожнымъ (*d'*). Въ общемъ на изучаемомъ зародышѣ вся группа съ боку имѣетъ видъ треугольника, вершина котораго направлена къ гіоидной дугѣ, а основаніе расположено по спинномозговому шву. Одинъ уголъ его нѣсколько вытягивается въ сторону тройничнаго нерва, а другой составляетъ зачатокъ слуховаго нерва. Онъ представленъ группой рыхло лежащихъ клѣтокъ, замыкающихъ нервную трубку со спины и постепенно переходящихъ въ слѣдующую нервную группу. Въ ничтожномъ пограничномъ районѣ между ними въ нервной трубкѣ наблюдаются явленія, подобныя описаннымъ въ промежуткѣ между второй и третьей группами, т. е. складка, вдающаяся въ мозговую полость, митотическія фигуры и т. п.

Замѣтное развитіе дальше и первые признаки расчлененія группы лицеваго нерва наблюдаются у эмбріона, изображеннаго на *fig. 3*, Табл. I. Какъ видно изъ серіи разрѣзовъ, приготовленныхъ изъ него въ указанномъ на рисункѣ направленіи, спереди она обособилась отъ группы тройничнаго нерва, тогда какъ сзади находится еще въ непрерывной связи съ группой блуждающаго нерва (Табл. II, *fig. 8*, *g*). Надъ обособляющейся слуховой ямкой спинная стѣнка мозговой трубки занята разрыхленными клѣтками, стоящими въ непосредственной связи съ элементами описываемой группы, которая спереди опускается немного на бока мозга и представлена въ разрѣзѣ съ каждой стороны клѣточнымъ треугольникомъ (Табл. II, *fig. 9*, *e*). Основаніемъ своимъ этотъ послѣдній лежитъ на мозгу, одной стороной прилегаетъ затѣмъ къ переднему краю слуховой ямки, а другой—къ эпителію непосредственно передъ нею (*fig. 10*, *e*). Ниже зачатокъ дѣлается объемистѣе, очертанія его закругляются, и у дна слуховой ямки отъ внутренняго края его отдѣляется часть элементовъ, тѣсно прилегающихъ къ послѣдней. Ниже эти элементы обособляются больше и представляютъ та-

кимъ образомъ начало *n. acustici* (Табл. II, *fig. 11, g*). Остальная часть зачатка лежитъ извнутри и спереди, гдѣ слегка прилегаетъ къ эпидерму *(fig. 11, h)*. Ниже она продолжается въ гіоидную дугу, и передъ нами является собственно *facialis*.

Первоначальное расчлененіе, слѣдовательно, имѣетъ здѣсь мѣсто у нижняго края слуховой ямки. Зачатокъ *n. acustici* выдѣляется бо̀льшей скученностью элементовъ и бо̀льшимъ содержаніемъ въ нихъ зернышекъ желтка. Съ дальнѣйшимъ обособленіемъ слуховой ямки яснѣе отдѣляется и зачатокъ слуховаго нерва отъ лицеваго (Табл. I, *fig. 4*; Табл. IV, *fig. 10* и *11*). Со стороны тройничнаго нерва вся группа лицеваго нерва является вполнѣ обособленной, хотя отдѣльныя группы клѣтокъ между кожей и спинной стѣнкой мозга указываютъ на существовавшую раньше связь (Табл. IV, *fig. 12*, подъ *a*); сзади же, несмотря на значительное развитіе слуховой ямки, обособленіе отъ группы блуждающаго нерва наступило не вполнѣ: по спинной стѣнкѣ мозга между обѣими группами наблюдаются разбросанныя клѣтки въ непрерывной связи. Задній конецъ центральной части зачатка лицеваго нерва тонокъ; край слуховой ямки замѣтно выступаетъ впереди его; передній же конецъ его лежитъ ниже, по боковому ребру четвертаго желудочка. На разрѣзахъ онъ является сначала трехугольной, а потомъ неправильной и бо̀льшихъ размѣровъ группой тѣсно лежащихъ клѣтокъ. На уровнѣ нижняго края слуховой ямки и въ тѣсномъ съ ней соприкосновеніи появляется другая такая же группа. Ниже обѣ группы сливаются и образуютъ одну компактную клѣточную массу (Табл. IV, *fig. 11*; *VII*, *VIII* — слѣва); задній отдѣлъ ея, направляющійся ко дну слуховой ямки, очевидно,—зачатокъ слуховаго нерва; передній, опускающійся въ гіоидную дугу,—собственно *facialis* (Табл. IV, *fig. 12*, *VII*). Оба эмбріональные нерва здѣсь уже подготовлены къ окончательному другъ отъ друга обособленію, но въ центральной части еще не раздѣлены.

Такой же приблизительно характеръ представляетъ группа лицеваго нерва у *Raja clavata* на 16-й день развитія (Табл. VII, *fig. 29*): тонкій центральный конецъ, сильно утол-

щенная срединная часть, объемистый и на большомъ протяженіи къ дну слуховой ямки прилегающій зачатокъ *acustici* (Табл. III, *fig. 18*, *VIII*); отъ центральной общей части едва обособляется впередъ надъ *spiraculum* группа клѣтокъ, значеніе которой будетъ вскорѣ разъяснено. Эмбріонъ, изображенный на *fig. 5*, Табл. I, непосредственно примыкаетъ къ только что описаннымъ. Нѣкоторый успѣхъ въ развитіи его выражается въ томъ, что зачатокъ *facialis* нижнимъ концомъ своимъ приходитъ въ тѣсное соприкосновеніе съ эпидермомъ сверху и по заднему краю первой висцеральной щели (Табл. III, *fig. 3*); болѣе тѣсная связь наблюдается и между зачаткомъ *acustici* и дномъ слуховой ямки (Табл. III, *fig. 4* и *5*, *VIII*); обособляется также небольшая группа клѣтокъ впередъ надъ первой висцеральной щелью, тотчасъ передъ тѣмъ какъ зачатокъ *facialis* прилегаетъ къ эпидерму. Въ общемъ вся группа лицеваго нерва здѣсь представляетъ объемистую клѣточную массу между мозгомъ, дномъ слуховаго пузыря и утолщеннымъ жабернымъ эпителіальнымъ покровомъ. Кверху отъ нея идетъ конически съуживающійся общій корень; назадъ — слуховой отдѣлъ, книзу— лицевой, съуживающійся по мѣрѣ вступленія въ гіоидную дугу, и впередъ — слабый выступъ, который мы назовемъ провизорно переднимъ отдѣломъ.

Гистологическая природа всего зачатка лицеваго нерва является пока однородной: онъ состоитъ во всѣхъ отдѣлахъ изъ эмбріональныхъ клѣтокъ, которыя въ центральной части вытянуты въ направленіи роста, и ядра которыхъ во многихъ мѣстахъ представляютъ явленія митоза. Послѣднія видны и въ центрѣ зачатка, но въ большемъ количествѣ на периферическихъ концахъ, особенно тамъ, гдѣ устанавливается тѣсное соприкосновеніе между нервными элементами и эпителіальными, т. е. у дна слуховаго пузыря, надъ *spiracalum*.

Болѣе замѣтное обособленіе лицеваго нерва отъ слуховаго наблюдается у эмбріона ската, представленнаго на *fig. 30*, Табл. VII. Въ центральной части оно выражается тѣмъ, что въ ней можно различить передній и задній отдѣлы. Первый изъ нихъ, болѣе компактный, ближе къ периферіи оттѣсняет-

ся наружу и слегка обхватывается вторымъ, который связуется съ зачаткомъ слуховаго нерва. Очевидно, что первый представляетъ корень собственно *facialis*; онъ, сравнительно съ корнемъ *acustici*, лежитъ выше. Связь обоихъ корней, состоящихъ пока исключительно изъ клѣтокъ, съ мозгомъ выражается простымъ прилеганіемъ. Объемъ ихъ на разрѣзѣ является ничтожнымъ въ сравненіи съ тѣмъ, который имѣетъ вся нервная группа подъ слуховымъ пузыремъ (Табл. IV, *fig. 14*; *VII*, *VIII*). При вступленіи *facialis* въ гіоидную дугу наблюдается тѣсное прилеганіе въ эпидерму, а вмѣстѣ съ тѣмъ элементы его дѣлаются болѣе разрыхленными; зачатокъ надъ первой висцеральной щелью выступаетъ впередъ, но еще не получаетъ замѣтнаго обособленія.

Отношенія, близкія къ только что описаннымъ у эмбріоновъ скатовъ, наблюдаются и у *Pristiurus melanostomus* 4,5 mm длиной (Табл. VII, *fig. 31*). Существенная особенность этихъ послѣднихъ заключается въ томъ, что корень *acusticofacialis* тянется далеко назадъ надъ слуховой ямкой, а задніе элементы его, будучи расположены ближе къ спинѣ, надвигаются на передніе элементы корневой части группы блуждающаго нерва (Табл. VII, *fig. 31*, Табл. V, *fig. 5*). Эта близость центральныхъ отдѣловъ обѣихъ нервныхъ группъ явнымъ образомъ говоритъ за общее ихъ происхожденіе. Разъединеніе ихъ совершается въ силу развивающагося между ними слуховаго пузыря. Какъ корневая часть, такъ и слуховой, и лицевой отдѣлы отличаются здѣсь развитіемъ (Табл. V, *fig. 4, 5, 11—13*; *VII, VIII*).

Въ болѣе поздній періодъ (embryo 5—5,5 mm; Табл. VII, *fig. 32*) яснѣе замѣчается отдѣленіе слуховаго нерва отъ лицеваго въ корнѣ (Таб. V, *fig. 15, c*).

Эмбріоны *Raja clavata* на 21-й и 22-й день развитія (Табл. I, *fig. 6* и *7*), мало отличаясь другъ отъ друга, въ группѣ лицеваго нерва обнаруживаютъ ниже слѣдующія отношенія. Корневая часть лежитъ впереди слуховаго пузыря и замѣтно спускается на бока мозга; слуховой отдѣлъ очень объ-

емистъ (Табл. IV, *fig* 23, *g*; *fig*. 28, *VIII*); лицевой нервъ приходитъ въ соприкосновеніе съ эпидермомъ на уровнѣ дна мозга и по заднему краю *spiraculi*; передній отдѣлъ едва обособляется; наблюдается развитіе нервныхъ волоконъ, и устанавливается связь между корнемъ *acusticofacialis* и мозгомъ. Послѣдняя осуществляется такимъ образомъ, что корень, самъ по себѣ тонкій, прилегаетъ къ боковой стѣнкѣ мозга расширеннымъ концомъ; чрезъ узкую щель между обоими образованіями тянутся тонкія волоконца. Въ виду того что мозговая стѣнка въ этомъ мѣстѣ не представляетъ никакой особой дифференцировки, а въ корнѣ наблюдается образованіе нервныхъ волоконъ, я полагаю, что эти связующія волоконца вростаютъ изъ корня въ мозгъ. Въ самомъ корнѣ замѣтно раздѣленіе на двѣ порціи: наружную, болѣе волокнистую, и внутреннюю, состоящую изъ клѣтокъ. Рѣзкой границы между отдѣлами лицеваго нерва и слуховаго въ центральной части провести нельзя [1]).

У эмбріона ската, изображеннаго на *fig*. 8, Табл. I, въ сравненіи съ только что описанными замѣтнѣе выдѣляется передній отдѣлъ эмбріональнаго лицеваго нерва; въ корнѣ обособились двѣ порціи: наружная для *facialis* и внутренняя для *acusticus*; первая беретъ начало выше второй. Ниже слуховаго пузыря *g. acusticum* тѣсно слитъ съ гангліозной частью *facialis*, и отъ этой центральной массы выдѣляется упомянутый выше передній отдѣлъ, въ видѣ неправильной группы клѣтокъ, направляющейся къ изгибу впереди лежащаго тройничнаго нерва (Табл. IV, *fig*. 35—37). Ниже, надъ *spiraculum*, передній конецъ гангліозной массы приходитъ въ тѣсное соприкос-

[1]) Послѣ того какъ эта часть работы была закончена, въ мое распоряженіе поступили эмбріоны *Torpedo* изъ Неаполя. Экземпляры около 6 mm представляютъ степень развитія, близкую къ *Raja clavata* около 10 mm. То же видимое перемѣщеніе всей группы *facialis* впередъ и на бока мозга, неполное раздѣленіе на лицевой и слуховой отдѣлы, а кромѣ того, надъ слуховымъ пузыремъ почти постоянное присутствіе съ обѣихъ сторонъ гангліообразнаго участка, который видимо представляетъ обособившуюся центральную часть первичнаго корня *facialis*. Дорнъ (17; S. 354) первый указалъ на это образованіе.

новеніе съ эпидермомъ. Отсюда отходитъ въ гіоидную дугу *ramus hyoideus* или собственно *facialis*. Этимъ заканчиваются мои наблюденія надъ скатами. Дальнѣйшія наблюденія сдѣланы надъ *Pristiurus melanostomus* и *Acanthias vulgaris*.

Переходъ къ *Acanthias* облегченъ тѣмъ, что были изучены зародыши этихъ акулъ тѣхъ же степеней развитія, какъ выше описанные скатовъ. Существенная разница заключается въ томъ, что здѣсь расчлененіе наступаетъ сравнительно раньше. Такъ, у эмбріона въ 7 mm можно видѣть раздѣленіе корня на наружный и внутренній (лицевой и слуховой) отдѣлы, обособленіе слуховаго ганглія, а также и передняго отдѣла. Онъ является маленькой порціей общей центральной гангліозной массы спереди, надъ *spiraculum*. У эмбріона въ 10 mm отношенія соотвѣтствуютъ описаннымъ у зародыша ската на 26-й день (Табл. I, *fig. 8*), съ большимъ лишь развитіемъ передняго отдѣла, который у зародыша въ 13 mm является уже на половину самостоятельнымъ.

Этой стадіи приблизительно соотвѣтствуетъ *Pristiurus melanostomus* 8 mm (Табл. VII, *fig. 33*). Въ центральной части—полное обособленіе корня лицеваго нерва отъ слуховаго, который занимаетъ мѣсто ниже и извнутри (Табл. V, *fig. 20, VIII*). Въ немъ видны уже волокна, часть которыхъ направляется къ заднему краю слуховаго пузыря, часть—къ переднему. На уровнѣ дна слуховаго пузыря вся нервная группа представлена объемистымъ клѣточнымъ комплексомъ, въ которомъ на тангенціальныхъ разрѣзахъ (ниже *fig. 20*, Табл. V) по расположенію элементовъ можно различить задній отдѣлъ—слуховой, внутренній, ближайшій къ мозгу и составляющій прямое продолженіе корня лицеваго нерва, и наружный, направляющійся впередъ и приходящій въ тѣсное соприкосновеніе съ эпителіемъ надъ верхнимъ краемъ первой висцеральной щели. Всѣ три отдѣла здѣсь располагаются въ рядъ спереди назадъ въ порядкѣ: передній (наружный), лицевой и слуховой. Ниже слуховой отдѣлъ на разрѣзахъ уже не встрѣчается, остаются только два первые въ тѣсномъ соединеніи другъ съ другомъ: передній — въ соприкосновеніи съ эпидермомъ (Табл. V, *fig. 21, VII*), и зад-

ній—собственно лицевой. Непосредственно надъ *spiraculum* передній отдѣлъ оканчивается, и въ гіоидную дугу продолжается только лицевой отдѣлъ, *ramus hyoideus*.

Acanthias vulgaris въ 14 mm составляетъ непосредственное продолженіе описанной стадіи (Табл. I, *fig. 9*). Уже при изученіи in toto видно, что передній отдѣлъ получилъ самостоятельное развитіе и концомъ своимъ достигаетъ до тройничнаго нерва, тогда какъ собственно *facialis* вмѣстѣ съ *acusticus* является отодвинутымъ назадъ, что объясняется ростомъ передняго отдѣла головы. На горизонтальныхъ разрѣзахъ (Табл. V, *fig. 23*; *VII*, *VIII*) наблюдаются тѣ же признаки внутренняго расчлененія, которые только что указаны для *Pristiurus* въ 8 mm. Шагъ впередъ заключается въ большемъ развитіи нервныхъ волоконъ; корни, какъ слуховаго, такъ и лицеваго нервовъ состоятъ почти исключительно изъ нихъ; много ихъ и въ периферическихъ концахъ каждаго изъ отдѣловъ. Благодаря этой дифференцировкѣ мало расчлененная еще центральная масса всей группы пріобрѣтаетъ исключительно гангліозный характеръ.

Передній отдѣлъ получаетъ волокна непосредственно изъ корня *facialis*; конецъ его направляется подъ соотвѣтствующимъ ему утолщеніемъ эпидерма впереди первой висцеральной щели. Собственно *facialis* занимаетъ сначала положеніе, ближайшее къ мозгу, а назадъ отъ него, нѣсколько ниже—*acusticus*. Затѣмъ *facialis* вклинивается между переднимъ отдѣломъ и слуховымъ, въ которомъ въ свою очередь видно раздѣленіе на два участка: передній, прилегающій къ слуховому пузырю спереди, и задній—съ большимъ количествомъ нервныхъ волоконъ, подходящихъ къ нему снизу и извнутри. *Ramus hyoideus*, уклоняясь нѣсколько назадъ, вступаетъ въ гіоидную дугу и здѣсь приходитъ въ тѣсное соприкосновеніе съ эпителіемъ. Въ виду того, что на болѣе раннихъ стадіяхъ соприкосновеніе лицеваго нерва съ эпителіемъ наблюдалось и выше гіоидной дуги, можно заключить, что часть его, приходившая тамъ въ соприкосновеніе съ эпителіемъ, пошла всецѣло на образованіе передняго отдѣла.

Относительно развитія послѣдняго можно прибавить слѣдующее. На *fig. 9*, Табл. I, конецъ его является простымъ и уклоняющимся книзу, гдѣ онъ и пересѣкается съ глубже лежащимъ тройничнымъ нервомъ. Разрѣзы показываютъ, однако, что часть волоконъ его выше отдѣляется впередъ въ горизонтальномъ направленіи, приблизительно подъ прямымъ угломъ ея главному стволу тройничнаго нерва. Въ этомъ заключается первое указаніе на дальнѣйшее расчлененіе этого отдѣла, которое у другихъ эмбріоновъ тѣхъ же размѣровъ является въ болѣе полной степени. Такимъ образомъ конецъ его раздвояется: одна вѣтвь направляется горизонтально, другая косо, въ направленіи ко рту. Обѣ вѣтви идутъ подъ соотвѣтствующими эпидермическими утолщеніями и у эмбріона въ 15 mm настолько расходятся, что каждая изъ нихъ въ центральномъ концѣ получаетъ самостоятельное гангліозное утолщеніе, появившееся вслѣдствіе раздвоенія первоначально простаго передняго отдѣла лицеваго нерва. Въ такомъ видѣ не трудно узнать въ этомъ отдѣлѣ нервныя вѣтви, изъ которыхъ одна была описана, какъ *portio facialis rami ophthalmici superficialis*, а другая, какъ *ramus buccalis*. Мы подошли такимъ образомъ къ той степени расчлененія группы лицеваго нерва, которую такъ обстоятельно представилъ Ванъ-Вейе (15; S. 25—27).

У *Pristiurus* это расчлененіе наблюдается у эмбріоновъ въ 10 mm;—въ 11,5 mm обѣ вѣтви передняго отдѣла (*portio facialis* и *ramus buccalis*) имѣютъ значительную длину и только въ центральномъ концѣ гангліи ихъ сливаются. *Ramus buccalis* концомъ прилегаетъ къ тройничному нерву; подобно тому какъ можно было замѣтить и у *Acanthias*, эта вѣтвь раньше развивается (Табл. I, *fig. 9*) и позже оказывается болѣе крупной сравнительно съ *portio facialis*, такъ что послѣднюю можно считать ея производной.

Въ дальнѣйшемъ развитіи у *Acanthias* одновременно съ дифференцировкой группъ тройничнаго и лицеваго нервовъ является ихъ сближеніе въ силу неравномѣрнаго въ разныхъ отдѣлахъ головы роста. Уже у зародыша въ 18 mm сближеніе это выражается тѣснымъ соприкосновеніемъ ганглія *rami buc-*

calis съ *g. Gasseri* (Табл. V, *fig. 29*). Болѣе тѣсно соприкосновеніе это выражено у эмбріона въ 19 mm, представленнаго на *fig. 10*, Табл. I.

Корень *n. acustici* занимаетъ наиболѣе внутреннее и заднее положеніе. Прилегая къ нему, но сохраняя самостоятельность, впереди тянется широкій корень собственно лицеваго нерва; снаружи и впередъ отъ послѣдняго—корень передняго отдѣла. Гангліозными частями всѣ отдѣлы другъ съ другомъ сливаются, какъ представлено на *fig. 29*, Табл. V. У эмбріона въ 19 mm гангліи представляютъ бо́льшую степень раздѣленія. *Ramus buccalis* является очень мощнымъ нервомъ, который, проходя снаружи, минуетъ *ramus mandibularis trigemini* и принимаетъ направленіе средней части *rami maxillaris*; онъ тѣсно прилегаетъ концомъ своимъ къ образующемуся здѣсь эпидермическому утолщенію, являющемуся ничѣмъ инымъ, какъ зачаткомъ подглазничнаго слизистаго канала. *Portio facialis ophthalmici superficialis*, имѣя въ общемъ сходный характеръ, достигаетъ въ эту стадію значительно меньшаго развитія. Болѣе замѣтный успѣхъ въ развитіи представляютъ эти вѣтви у *Acanthias vulgaris* въ 22 — 23 mm (Табл. I, *fig. 11*, *12*). Каждая изъ нихъ получаетъ свой ганглій; ганглій *ophthalmici superficialis* переднимъ концемъ достигаетъ до тройничнаго нерва и прилегаетъ къ *g. Gasseri* снаружи, тогда какъ самъ нервъ горизонтально направляется впередъ и слѣдуетъ за надглазничнымъ слизистымъ каналомъ; *ramus buccalis* почти подъ прямымъ угломъ къ нему направляется книзу, перекрещиваетъ *trigeminus*, тѣсно прилегая къ нему, и концомъ своимъ слѣдуетъ за зачаткомъ подглазничнаго слизистаго канала.

Ramus hyoideus у послѣднихъ эмбріоновъ (18 — 23) на значительномъ протяженіи прилегаетъ своей гангліозной частью къ задней стѣнкѣ первой висцеральной щели, а ниже, проходя вдоль передней стѣнки гіоидной полости, отдаетъ впередъ отъ себя вѣтвь, которая, направляясь въ челюстную дугу, вступаетъ здѣсь въ связь съ эпидермическимъ утолщеніемъ, преформирующимъ будущій челюстной отдѣлъ боковыхъ органовъ (Табл. I, *fig. 12*, *d'*). Вѣтвь эта, какъ показалъ и изобразилъ

у *Torpedo ocellata* Фрорипъ (55; S. 489, fig.), ни что иное какъ *ramus mandibularis externus* и, по его мнѣнію, является гомологомъ *chordae tympani* млекопитающихъ. Сначала она представлена короткимъ пучкомъ волоконъ, прилегающихъ къ эпидерму подъ первой висцеральной щелью (embryo 18 mm), а потомъ уже, съ преобразованіемъ эпидермическаго утолщенія въ боковые органы и распространеніемъ его на челюстную дугу, она принимаетъ характеръ обособленнаго нерва (embryo 22 mm).

Въ мѣстахъ соприкосновенія съ эпидермомъ *rami buccalis, ophthalmici superficialis* и *mandibularis externi*, равно какъ и слуховаго нерва, наблюдаются своеобразныя измѣненія, которыя будутъ описаны подробнѣе впослѣдствіи. У эмбріона въ 27 mm производныя группы лицеваго нерва не только получаютъ бо̀льшую самостоятельность, но и образуютъ вторичныя вѣтви. Въ общемъ выражаются уже отношенія взрослой формы.

Верхняя и передняя часть корня принадлежитъ переднему отдѣлу; задняя—слуховому нерву. Въ переднемъ отдѣлѣ до корня видно обособленіе *rami ophthalmici superficialis* отъ *r. buccalis*, корень котораго лежитъ нѣсколько ниже и глубже. Ганглiозная часть *ophthalmici superficialis* вытянута горизонтально и простирается впередъ мимо тройничнаго нерва почти до глаза, тогда какъ собственно нервъ, слѣдуя за надглазничнымъ слизистымъ каналомъ, огибаетъ глазъ сверху и спереди. Лежащій близко впереди *trigeminus* подходитъ подъ задній конецъ ганглія, гдѣ обособляется внизъ *r. buccalis*. Послѣдній изъ верхней части своей даетъ въ горизонтальномъ направленіи вѣтвь назадъ къ участку боковыхъ органовъ впереди слуховаго пузыря (Табл. I, *fig. 12, e*), а тотчасъ подъ ней ганглій *rami buccalis* близко прилегаетъ къ *g. Gasseri*. Между *ganglion acusticum* и *g. rami buccalis*, параллельно вышеупомянутой вѣточкѣ отъ послѣдняго, тянется назадъ въ гіоидную дугу ганглій собственно лицеваго нерва. Отъ *g. acusticum* часть волоконъ направляется къ передней стѣнкѣ слуховаго пузыря, часть къ внутренней и нижней. Нижній конецъ ганглія *r. buccalis* также приходитъ въ связь съ эпидермомъ подъ глазомъ, и вмѣс-

тѣ съ гассеровымъ узломъ они тянутся нѣкоторое время рядомъ, но раздѣльно. Ниже вѣтви тройничнаго нерва, *maxillaris* и *mandibularis* расходятся. *R. buccalis* лежитъ сначала снаружи отъ нихъ, а потомъ исключительно надъ *r. maxillaris*.

Изъ изложеннаго развитіе группы лицеваго нерва у селахій формулируется слѣдующимъ образомъ:

1) Первоначально она представлена съ каждой стороны треугольной клѣточной пластинкой, лежащей надъ гіоидной дугой и спускающейся на бока мозга отъ его спиннаго шва; существуетъ генетическая связь этого зачатка съ одной стороны съ группой тройничнаго нерва, съ другой — блуждающаго.

2) Съ образованіемъ слуховой ямки имѣетъ мѣсто расчлененіе на слуховой и лицевой отдѣлы, которое выражается болѣе ясно и въ корнѣ, и на периферіи съ развитіемъ четвертаго желудочка и перемѣщеніемъ зачатковъ нервовъ на бока мозга. Вмѣстѣ съ расчлененіемъ осуществляется тѣсное соприкосновеніе слуховаго отдѣла—съ дномъ слуховой ямки, лицеваго — съ эпидермомъ надъ гіоидной дугой, а позже надъ верхнимъ краемъ первой висцеральной щели.

3) Пока весь зачатокъ имѣетъ исключительно клѣточный составъ, связь его съ мозгомъ выражается простымъ прилеганіемъ корня къ мозговой стѣнкѣ; большая часть волоконъ корня вторично вростаетъ въ мозгъ.

4) Съ началомъ развитія нервныхъ волоконъ совпадаетъ дальнѣйшее расчлененіе лицеваго отдѣла: изъ него снаружи и спереди выдѣляется сначала общій, а потомъ раздвояющійся зачатокъ для *r. ophthalmicus superficialis* и *r. buccalis*. Послѣдняя вѣтвь раньше опредѣляется и является сравнительно больше развитой.

5) Вмѣстѣ съ *n. acusticus* и *r. hyoideus r. buccalis* и *r. ophthalmicus superficialis* (*portio facialis*) въ концѣ концовъ представляютъ четыре самостоятельныхъ вѣтви, изъ которыхъ каждая въ центральномъ отдѣлѣ имѣетъ соотвѣтствующій ганглій.

Послѣдніе, соединяясь концами вмѣстѣ, образуютъ родъ четырехлучевой звѣзды. *Ramus hyoideus* отдѣляетъ *r. mandibularis externus* подъ *spiraculum*.

Такимъ образомъ однородный зачатокъ группы лицеваго нерва съ развитіемъ зародыша постепенно выдѣляетъ изъ себя по крайней мѣрѣ четыре самостоятельныхъ нерва, дальнѣйшая судьба которыхъ является различной. Этимъ не заканчивается развитіе названной группы, но мы останавливаемся здѣсь, имѣя въ виду лишь начальное ея расчлененіе.

IV.

Группа блуждающаго нерва.

Названная группа вмѣстѣ съ группой лицеваго нерва заслуживаетъ особаго вниманія въ настоящемъ изслѣдованіи, такъ какъ обѣ онѣ иннервируютъ органы боковой линіи, развитію которыхъ здѣсь отведено не мало мѣста. Составъ этой группы, появляющейся въ видѣ одного нераздѣльнаго зачатка, въ конечномъ развитіи не менѣе разнообразенъ, чѣмъ группъ выше описанныхъ, и во многомъ представляетъ сходство съ группой лицеваго нерва. Родство между ними укрѣпляется еще и тѣмъ выше приведеннымъ фактомъ, что отъ нихъ иннервируются органы одной природы, такъ называемые боковые органы, представляемые боковой линіей на туловищѣ и слизистыми каналами на головѣ. Единство этихъ органовъ невольно заставляетъ подозрѣвать и единство въ ихъ иннерваціи, что побудило меня съ разныхъ сторонъ искать органической связи между названными группами. Нѣкоторыя попытки въ этомъ направленіи сдѣланы мною въ одномъ изъ предварительныхъ сообщеній (48; стр. 4). Насколько высказанныя тамъ предположенія заслуживаютъ вѣроятія, и въ какой мѣрѣ приведенные тамъ факты могутъ быть представлены въ указанномъ освѣщеніи, будетъ видно изъ очерка развитія всей группы, къ которому мы теперь и обращаемся. Существенныя черты этого развитія мы уже знаемъ изъ изслѣдованій Бальфура

(47) и Ванъ-Вейе (15); но нѣкоторыя подмѣченныя нами подробности являются новыми и тѣмъ болѣе заслуживающими вниманія, что установлены на формахъ, прежде изученію не подвергавшихся.

Первое появленіе зачатка группы блуждающаго нерва должно быть связано съ описаннымъ выше образованіемъ общаго зачатка периферической нервной системы. Онъ представляетъ въ первой формѣ непосредственное продолженіе того образованія, которое выдѣляетъ изъ себя показаннымъ выше способомъ впереди лежащія нервныя группы и стоитъ такимъ образомъ въ непосредственной связи съ группой лицеваго нерва (Табл. I, *fig. 2*; Табл. VII, *fig. 25 — 28*), — фактъ, также противорѣчащій утвержденію Рабля, что зачатокъ *glossopharyngei*, подобно зачатку *facialis*, является самостоятельнымъ (18; S. 222), и что, только начиная съ него, назадъ тянется непрерывная нервная полоска. Дорнъ описываетъ непрерывную связь между *facialis-acusticus* и *glossopharyngeovagus* у *Torpedo ocellata* въ 4 mm длиной. Такимъ образомъ, заключеніе Рабля, что *trigeminus* и *acusticofacialis*, возникая изъ отдѣльныхъ зачатковъ, въ развитіи своемъ представляютъ извѣстную противуположность съ нервами, развивающимися послѣ нихъ изъ непрерывной полоски, теряетъ свое основаніе. Въ виду этого глубокая разница въ морфологическомъ значеніи черепныхъ нервовъ не допустима (16; S. 58).

Такъ какъ группа блуждающаго нерва появляется позже описанныхъ до сихъ поръ, то и искать её нужно на стадіяхъ болѣе позднихъ. На разрѣзахъ ската (Табл. I, *fig. 2*) въ 4,5mm, изучая ихъ въ порядкѣ отъ брюшной стороны къ спинной, можно постепенно прослѣдить, какъ рыхлый и не вполнѣ опредѣлившійся зачатокъ группы *facialis* заднимъ концомъ своимъ непосредственно переходитъ въ лежащій по спинному шву мозга узкій зачатокъ группы блуждающаго нерва (Табл. IV, *fig. 8, 9; IX, X*). Достойно замѣчанія, что послѣдній, представляя позже сплошную клѣточную пластинку, здѣсь является состоящимъ изъ нѣсколькихъ клѣточныхъ группъ, число которыхъ (6—9) однако съ точностію опредѣлить затруднитель-

но. Подобное же расчлененіе было подмѣчено и у эмбріона, представленнаго на *fig. 26*, Табл. VII.

Неясное расчлененіе этого зачатка на клѣточныя группы совершенно пропадаетъ по спинному шву, гдѣ сплошь лежатъ неправильно разбросанныя клѣтки. Первые признаки обособленія группы *vagi* видны у эмбріона, изображеннаго на *fig. 28*, Табл. VII. Изъ изученія поперечныхъ разрѣзовъ чрезъ него легко убѣдиться, какъ мощный уже въ передней области зачатокъ группы *facialis* сзади представленъ разрыхленными клѣтками по спинномозговому шву. (Табл. II, *fig. 16*; *d, d'*). Послѣднія можно прослѣдить до задняго края слуховаго утолщенія, гдѣ онѣ являются сначала въ числѣ крайне ограниченномъ, а вслѣдъ затѣмъ образуютъ нѣсколько увеличенный въ объёмѣ комплексъ, который прикрываетъ собою мозговую трубку со спины (Табл. II, *fig. 17, c*); это и есть зачатокъ группы блуждающаго нерва. Нѣсколько далѣе назадъ элементы его спускаются на бока мозга, и получается картина, представленная на *fig. 41*, Табл. IV. Такой характеръ онъ сохраняетъ на небольшомъ протяженіи (Табл. II, *fig. 18, c*), затѣмъ дѣлается тоньше и, не образуя на спинной сторонѣ мозга утолщенія, спускается на бока его тотчасъ подъ кожей клѣточной пластинкой съ того и другого боку (*fig. 19, c*). Эта пластинка не на всемъ протяженіи одинакова: мѣстами она слегка утолщена, что, можетъ быть, соотвѣтствуетъ выше описанному составу зачатка изъ отдѣльныхъ клѣточныхъ группъ, а къ концу дѣлается тоньше, занимаетъ болѣе ограниченное протяженіе и получаетъ видъ, представленный на *fig. 42*, Табл. IV. Весь зачатокъ несетъ характеръ ранняго эмбріональнаго состоянія, что доказывается связью его элементовъ съ спинной стѣнкой мозговой трубки и дѣленіемъ ихъ; но въ то же время различіе въ составѣ передняго и задняго отдѣловъ указываетъ уже на первые признаки его внутренняго расчлененія на *glossopharyngeus* и *vagus*. О крайнихъ элементахъ зачатка группы блуждающаго нерва на изучаемомъ объэктѣ можно сказать слѣдующее: отростки ихъ достигаютъ до эпидермическаго утолщенія, составляющаго продолженіе слу-

ховой пластинки, но едва ли въ этомъ можно видѣть начальную иннервацію, такъ какъ съ другой стороны и элементы упомянутаго эпидермическаго утолщенія даютъ отростки, доходящіе до нервной трубки (Табл. IV, *fig. 41, f)*.

Эмбріонъ въ 5 mm (Табл. I, *fig. 3)* представляетъ интересъ въ томъ отношеніи, что у него, съ одной стороны, видна еще связь зачатка группы *vagi* съ зачаткомъ лицеваго нерва, а съ другой, наступаетъ замѣтное обособленіе *n. glossopharyngei*. (Табл. II, *fig. 8 — 11)*. На разрѣзахъ, ближайшихъ къ спинѣ (направленіе указано на рисункѣ), зачатокъ группы *vagi* является рядомъ клѣтокъ между покровами и нервной трубкой. Въ передней части, тотчасъ за слуховой ямкой, клѣтки эти сгруппированы въ болѣе мощный комплексъ (Табл. II, *fig. 8, f)*, отъ котораго надъ слуховой ямкой тянется впередъ клѣточный шнуръ *(g)* вплоть до зачатка *facialis (e)*. На слѣдующемъ, однако, разрѣзѣ связь эта прерывается, равно какъ обособляется и передній клѣточный комплексъ, который видимо представляетъ корневую часть языкоглоточнаго нерва (Табл. II, *fig. 9, f)*. Положеніе его остается строго опредѣленнымъ на всѣхъ послѣдующихъ разрѣзахъ: онъ лежитъ подъ заднимъ краемъ слуховой ямки, вклинивается между ней и мозгомъ и отдѣляется отъ зачатка собственно блуждающаго нерва ничтожнымъ промежуткомъ, въ которомъ иногда попадаются принадлежащія нервному зачатку клѣтки. Болѣе мощнымъ и широкимъ онъ является въ верхней своей части; книзу дѣлается тоньше и конически съуживается, прилегая къ эпидерму на границѣ съ слуховой ямкой; въ области хорды онъ представленъ лишь нѣсколькими клѣтками и на подхордальномъ уровнѣ совершенно пропадаетъ, имѣя въ концѣ лишь одну клѣтку. Распространеніе его къ периферіи, слѣдовательно, пока крайне ограничено.

Что касается зачатка собственно блуждающаго нерва, то будучи связанъ съ зачаткомъ языкоглоточнаго у спины, онъ является здѣсь сплошной тонкой пластинкой (Табл. II, *fig. 8, i)*, которая ниже теряетъ сплоченность своихъ элементовъ и распадается на неясно опредѣлимое число группъ *(fig. 9, i)*, изъ

которыхъ ближайшая къ языкоглоточному нерву, видимо представляетъ первую жаберную вѣтвь блуждающаго нерва. На уровнѣ хорды эмбріональный *vagus* отодвигается отъ *glossopharyngeus* назадъ, такъ что промежутокъ между периферическими ихъ отдѣлами значительно увеличивается (Табл. II, *fig. 10, 11; f, i*). Нижній конецъ зачатка *vagi* замѣтно уже верхняго и теряется за второй висцеральной щелью. Значительное же протяженіе центральнаго отдѣла его по нервной трубкѣ происходитъ отъ того, что вслѣдъ за группой блуждающаго нерва у изучаемаго эмбріона имѣетъ мѣсто и развитіе зачатка спинныхъ нервовъ. Такъ называемая нервная полоска непрерывно тянется назадъ и, въ силу того что спинномозговые нервы появляются уже за жаберной областью, зачатокъ группы блуждающаго нерва принимаетъ своеобразную форму, которая выражена болѣе ясно на позднѣйшихъ стадіяхъ. Онъ тянется по спинному шву мозга вслѣдъ за ушной ямкой, выступая переднимъ концомъ надъ нею, а заднимъ заходя за жаберную область; книзу онъ съуживается, при чемъ переднюю границу его образуетъ *glossopharyngeus*, а заднюю— кривая линія, составляющая приблизительно продолженіе третьей висцеральной щели къ спинѣ.

Подобный же характеръ, но съ отдѣленіемъ отъ группы *facialis* и съ большимъ обособленіемъ отъ языкоглоточнаго нерва, представляетъ группа блуждающаго нерва у эмбріона, изображеннаго на *fig. 4*, Табл. I. Равнымъ образомъ здѣсь яснѣе отдѣляется первая жаберная вѣтвь *vagi*, опредѣленнѣе выражена связь съ зачаткомъ спинномозговыхъ нервовъ и далѣе къ брюшной сторонѣ простираются периферическіе концы (Табл. IV, *fig. 10, 11*). Общая поверхность, занимаемая всей группой, значительнѣе, такъ какъ она представляетъ бо́льшую степень развитія въ задней своей части.

Raja clavata на 16-й день (Табл. VII, *fig. 29*) несетъ немного болѣе осложненныя черты развитія въ группѣ *vagi*. Изъ поперечныхъ разрѣзовъ видно, что *glossopharyngeus* получилъ тутъ почти полную самостоятельность. Начинаясь непосредственно за сильно углубленной ушной ямкой, онъ прямо направ-

ляется въ первую жаберную дугу, предъ входомъ въ которую представляетъ наибольшую толщину и является составленнымъ изъ вытянутыхъ по длинѣ и тѣсно лежащихъ клѣтокъ. Связи съ эпителіемъ и даже прилеганія къ нему пока не замѣтно.

Vagus, связующійся съ нимъ въ центральномъ отдѣлѣ, болѣе опредѣленный характеръ имѣетъ только въ передней жаберной вѣтви; но и здѣсь элементы лежатъ рыхло и не представляютъ той сплоченности, которая выше замѣчена въ *glossopharyngeus*. Конецъ первой жаберной вѣтви *vagi* также является утолщеннымъ и далеко заходитъ въ четвертую висцеральную (вторую жаберную) дугу. Опускаясь выростомъ и въ пятую висцеральную (третью жаберную) дугу, зачатокъ *vagi* даетъ начало второй жаберной вѣтви. Далѣе назадъ онъ спускается на бока мозга и едва достигаетъ средины его. Во всемъ заднемъ отдѣлѣ элементы зачатка лежатъ еще болѣе рыхло, чѣмъ въ первой жаберной вѣтви. Вторая жаберная вѣтвь выражена здѣсь крайне слабо, и къ ней подъ эпидермическимъ жабернымъ утолщеніемъ прилегаетъ также мало развитой задній периферическій конецъ зачатка *vagi*; за нею мезодермическіе сомиты, которые до сихъ поръ занимали положеніе между хордой и зачаткомъ блуждающаго нерва, выдвигаются кверху и наружу, такъ что часть пластинки *vagi*, наблюдаемая на разрѣзахъ чрезъ задній конецъ жаберной области, лежитъ уже не тотчасъ подъ кожей, а подъ сомитомъ. Она представляетъ ту часть зачатка блуждающаго нерва, которая въ позднѣйшихъ стадіяхъ является въ видѣ комиссуры къ спиннымъ нервамъ. Изъ нея послѣдовательно кзади выходятъ широкіе и компактные выросты, которые периферическими концами направляются внизъ по внутренней сторонѣ сомитовъ. Выросты эти видимо представляютъ зачатки спинномозговыхъ узловъ.

На *fig. 5*, Табл. I, изображенъ зародышъ другого вида ската въ 8 mm. На разрѣзахъ чрезъ него (Табл. III, *fig. 8—16*) группа *vagi* обнаруживаетъ степень развитія, близкую къ только что описанной. *Glossopharyngeus* обособленъ не только спереди отъ *acusticofacialis*, но и сзади отъ блуждающаго нерва. Онъ

является мощнымъ клѣточнымъ шнуромъ, надъ которымъ при входѣ его въ первую жаберную дугу эпидермъ утолщенъ. *Vagus* начинается немного надъ нимъ (Табл. III, *fig. 8, 9; IX, X*), и только присутствіе немногихъ клѣтокъ не позволяетъ раздѣлить ихъ вполнѣ.

Подобно тому какъ это имѣетъ мѣсто и для языкоглоточнаго нерва, центральная часть *vagi* не достигаетъ срединной спинномозговой линіи; она прилегаетъ лишь сверху къ боковымъ поверхностямъ мозга; произошло, слѣдовательно, первоначальное обособленіе нервнаго зачатка, но конечная связь съ мозгомъ еще не установилась.

Первая жаберная вѣтвь блуждающаго нерва слабѣе языкоглоточнаго нерва; надъ утолщеннымъ концомъ ея въ верхней части второй жаберной дуги —также замѣтное эпидермическое утолщеніе (Табл. III, *fig. 12; br, X*). Вторая жаберная вѣтвь имѣетъ тотъ же характеръ, но выражена слабѣе (Табл. III, *fig. 16*); еще слабѣе представленъ зачатокъ всей группы въ промежуткахъ между ея производными.

За второй жаберной вѣтвью дальнѣйшей дифференцировки наружныхъ вѣтвей не наблюдается; задній же конецъ всего зачатка группы *vagi* продолжается въ непрерывную комиссуру, связующую его съ спинномозговыми нервами, въ которыхъ начинается образованіе спинныхъ узловъ.

У вышеописанныхъ эмбріоновъ, начиная съ изображеннаго на *fig. 4*, Табл. I, мы имѣли группу блуждающаго нерва уже обособленной отъ *acusticofacialis*. Обособленіе это выражено тѣмъ, что между обѣими нервными группами въ мозгу является незначительный промежутокъ, который уменьшается тѣмъ, что передній конецъ центральнаго отдѣла, гдѣ *glossopharyngeus* и *vagus* еще связаны между собой, подвигается далеко впередъ надъ ушной ямкой (Табл. I, *fig. 4*). У *Pristiurus melanostomus* въ 4,5 mm раздѣленіе обѣихъ нервныхъ группъ имѣетъ свой характеръ, который представленъ на *fig. 31*, Табл. VII. Съ перваго раза кажется, что обѣ группы еще связаны надъ ушной ямкой. Въ дѣйствительности же, какъ это показываютъ и разрѣзы (Табл. V, *fig. 5*), корень *acusticofacia-*

lis, далеко простираясь назадъ, надвигается на передній конецъ зачатка группы *vagi*; онъ лежитъ тотчасъ подъ кожей, тогда какъ элементы группы *vagi* тѣсно прилегаютъ къ верхнимъ краямъ боковыхъ стѣнокъ мозга. Эти отношенія наблюдаются послѣдовательно на семи разрѣзахъ. Далѣе назадъ корень группы *vagi* постепенно дѣлается толще и занимаетъ уголъ между кожей, слуховой ямкой и мозгомъ (Табл. V, *fig. 6*); въ немъ можно отличить два ряда элементовъ, изъ которыхъ верхній продолжается назадъ, а нижній за ушной ямкой переходитъ въ *glossopharyngeus* (Табл. V, *fig. 7, IX*). Послѣдній является мощнымъ клѣточнымъ шнуромъ, далеко опускающимся въ жаберную дугу подъ утолщеннымъ эпидермомъ. Въ силу указанныхъ выше отношеній зачатокъ блуждающаго нерва выступаетъ надъ нимъ впередъ (Табл. V, *fig. 8; X, IX*). Первая жаберная вѣтвь *vagi* нѣсколько тоньше, но значительно шире языкоглоточнаго нерва; конецъ ея достигаетъ до половины второй жаберной дуги (Табл. V, *fig. 9, X)*. Вторая жаберная вѣтвь слабо выступаетъ за четвертымъ висцеральнымъ мѣшкомъ (третьей жаберной щелью). Весь зачатокъ *vagi* въ то же время съ боку надъ жаберной областью представляетъ сплошную клѣточную пластинку. Отъ нея за второй жаберной вѣтвью косо назадъ выдѣляется группа клѣтокъ, которая на концѣ плотно прилегаетъ къ жаберному эпидермическому утолщенію и на послѣдующихъ разрѣзахъ уже не связана со спиннымъ отдѣломъ зачатка *vagi*. Группа эта можетъ быть разсматриваема, какъ первоначальный зачатокъ *rami lateralis* (Табл. V, *fig. 10, lat.*) на концѣ и *rami intestinalis* въ нижней и внутренней своей части. За концомъ этого зачатка пластинка *vagi* снова даетъ въ жаберную область выростъ, болѣе короткій, чѣмъ раньше; послѣдній, видимо, представляетъ начало третьей жаберной вѣтви. Еще далѣе назадъ пластинка блуждающаго нерва съуживается и опускается лишь до половины первной трубки. Вмѣстѣ съ тѣмъ выдвигаются указаннымъ уже выше путемъ наружу сомиты, и центральная задняя часть зачатка *vagi*, сначала широкая, съуживается въ комиссуру, тянущуюся къ спинномозговымъ нервамъ. Такимъ обра-

зомъ, при сохраненіи совершенно эмбріональнаго характера зачатка группы *vagi*, она у только что описаннаго эмбріона представляетъ значительное расчлененіе на будущія составныя части. Горизонтальные разрѣзы вполнѣ подтверждаютъ выше сдѣланныя наблюденія (Табл. V, *fig. 11—13*). Изъ нихъ можно добавить только, что надъ жаберной областью зачатокъ *vagi* образуетъ гангліозное утолщеніе, отъ котораго собственно и берутъ начало вѣтви его. Этотъ ганглій наклоненъ книзу съуженнымъ концомъ, изъ котораго со временемъ разовьются *ramus lateralis* и *ramus intestinalis*.

Раннее и довольно полное сравнительно расчлененіе группы *vagi* видимо составляетъ особенность *Pristiurus*, такъ какъ у *Rajides* на соотвѣтствующихъ стадіяхъ этого замѣчено еще не было.

Pristiurus въ 5,5 mm имѣетъ уже обѣ группы лицеваго и блуждающаго нерва вполнѣ разъединенными. Однакожъ, *glossopharyngeus*, совсѣмъ обособленный въ периферическомъ отдѣлѣ (Табл. V, *fig. 14*, *IX*), въ центральной части остается еще связаннымъ съ *vagus*, что видно на разрѣзѣ, непосредственно слѣдующемъ за только что указаннымъ. Въ той части его, которая выдается впередъ надъ слуховымъ пузыремъ, можно подмѣтить двойной составъ, позволяющій верхній отдѣлъ ея связать съ зачаткомъ *vagi*.

Послѣдній представляетъ треугольную пластинку, острымъ угломъ обращенную назадъ и достигающую до третьяго туловищнаго сомита. Книзу отъ ея передней части выдѣляются два выроста: первая и вторая жаберныя вѣтви. За второй изъ нихъ косо книзу и назадъ слабо выражены зачатки *rami lateralis* и *rami intestinalis*. Третья жаберная вѣтвь развита также очень слабо. За вторымъ сомитомъ широкая спереди комиссура связуетъ зачатокъ *vagi* съ спинномозговыми нервами, гдѣ ясно выражены зачатки спинныхъ узловъ. Описанное выше разъединеніе группъ лицеваго и блуждающаго нервовъ въ нѣкоторыхъ случаяхъ не совершается только въ силу удаленія ихъ другъ отъ друга. У различныхъ представителей скатовъ на границѣ между ними наблюдаются образованія,

значеніе которыхъ можетъ быть истолковано различнымъ образомъ.

Дорнъ (17; S. 354) указываетъ у *Torpedo* въ 4—10 mm на остатки ганглiозной полоски между нервными группами, между *facialis-acusticus* и *glossopharyngeovagus* въ томъ числѣ, и приписываетъ имъ важную роль, считая ихъ за рудиментарные гангліи. Не вдаваясь въ разборъ воззрѣній этого автора, я укажу здѣсь только, что и мнѣ удалось у эмбріона *Torpedo ocellata* въ 6 mm длиной наблюдать, во первыхъ, нѣчто въ родѣ ганглія, повидимому, въ связи съ *facialis*, но надъ нимъ и назадъ отъ него (не впередъ, какъ указываетъ Дорнъ), а, во вторыхъ, корень группы *vagi* простирающимся далеко впередъ надъ ушнымъ пузыремъ, приблизительно до помянутаго ганглiознаго образованія. Послѣднее развито съ того и другого боку, но съ одной стороны оно лежитъ ближе къ *facialis*, а съ другой къ группѣ *vagi*. Очевидно, что это есть остатокъ прежде существовавшей здѣсь связи между обѣими нервными группами. Каково же ихъ значеніе, мнѣ кажется, можетъ лучше показать изученіе эмбріоновъ скатовъ, представленныхъ на *fig. 30*, Табл. VII, и на *fig. 6*, Табл. I.

Лично я высказалъ уже отчасти свой взглядъ на этотъ вопросъ (48; стр. 6) и въ настоящее время могу подкрѣпить его новыми фактами. *Raja sp?* въ 9 mm, на 21-й день развитія, (Табл. VII, *fig. 30*) на тангенціальныхъ разрѣзахъ еще надъ ушной ямкой обнаруживаетъ между покрышкой четвертаго желудочка и кожей присутствіе тонкаго, довольно равномѣрнаго на своемъ протяженіи, шнура, который опускается за ушную ямку своимъ заднимъ концомъ, прилегаетъ къ мозгу и входитъ спереди въ составъ зачатка группы *vagi*, тогда какъ передній конецъ его простирается далеко впередъ за ушную ямку. Къ сожалѣнію, болѣе точный ходъ его на разрѣзахъ изучаемаго эмбріона опредѣлить не удалось. По положенію элементовъ въ заднемъ концѣ можно заключить, что описываемый шнуръ принадлежитъ скорѣе къ системѣ собственно *vagi*, чѣмъ языкоглоточному нерву, корень котораго лежитъ немного ниже.

Glossopharyngeus здѣсь является ясно обособленнымъ, исключая лишь центральной своей части; онъ значительно толще широкой пластинки *vagi* (Табл. IV, *fig. 15*), комиссурой связующейся съ спинномозговыми нервами и срединой своей прилегающей къ покровамъ. Въ периферическомъ отдѣлѣ ея дифференцировка не представляетъ существенныхъ осложненій: двѣ первыхъ жаберныхъ вѣтви, ясно обособленныя, и задній общій отдѣлъ въ тѣсномъ соприкосновеніи съ эпидермическимъ утолщеніемъ жаберной области.

Raja clavata около 10 mm, на 22-й день развитія представляетъ слѣдующія особенности въ группѣ *vagi*. Широкая пластинка его, составленная изъ рыхлыхъ клѣтокъ, переднимъ концомъ своимъ, общимъ для *glossopharyngeus* и *vagus*, подвигается далеко впередъ надъ ушнымъ пузыремъ. На ниже лежащихъ разрѣзахъ пластинка собственно *vagi* отодвигается къ кожѣ, тогда какъ корневая часть зачатка, откуда беретъ начало *glossopharyngeus*, тѣсно прилегаетъ къ мозгу. Ближе къ ушному пузырю эта часть оказывается связанной съ тѣмъ шнуркомъ, который видимъ былъ при изученіи эмбріона in toto надъ ушнымъ пузыремъ (Табл. I, *fig. 6*, †). Передній вздутый конецъ его близокъ къ корню *facialis;* онъ видимо соотвѣтствуетъ тѣмъ гангліевиднымъ образованіямъ, о которыхъ была рѣчь выше на основаніи Дорна и моихъ личныхъ наблюденій; задній, постепенно дѣлающійся тоньше, дугообразно изгибаясь, переходитъ въ верхнюю и переднюю часть зачатка группы *vagi*. Связь этихъ образованій представлена при * на *fig. 16 — 19*, Табл. IV, съ одной стороны, и на *fig. 20—22* (*)— съ другой. По направленію разрѣзовъ описываемый шнурокъ долженъ въ большинствѣ случаевъ разрѣзаться косо. Слѣва *(fig. 16, *)* особенно замѣтно ганглiозное вздутіе на его переднемъ концѣ, который вмѣстѣ съ тѣмъ значительно опускается книзу и прилегаетъ къ верхнему краю боковой стѣнки четвертаго желудочка *(fig. 19, *)*. Задній конецъ его тѣсно прилегаетъ къ мозгу, и при слитіи съ группой *vagi* клѣтки его занимаютъ внутреннее положеніе, тогда какъ корень языкоглоточнаго нерва отодвигается наружу. Справа

видна связь передняго конца описываемаго шнура съ мозгомъ (*fig. 20, **), при чемъ конечная вздутая часть его остается свободной и видима еще на семи слѣдующихъ разрѣзахъ (*fig. 21, 22, **).

Изъ сказаннаго ясно, что шнурокъ принадлежитъ къ группѣ блуждающаго нерва. Въ выше цитированномъ моемъ рефератѣ (48), описывая его, я провизорно, на основаніи приведенныхъ тамъ соображеній, обозначилъ его, какъ начало боковой вѣтви блуждающаго нерва. Дифференцировка группы *vagi*, сходная съ той, которую мы видѣли на раньше описанныхъ эмбріонахъ, у изучаемаго зародыша пока не даетъ на это рѣшительнаго основанія, но, можетъ быть, въ дальнѣйшемъ изложеніи мы найдемъ тому подкрѣпленіе.

Raja clavata въ 11 mm (Табл. I, *fig. 7*) уже не имѣетъ образованія, подобнаго описанному шнуру между группами лицеваго и блуждающаго нервовъ. Внимательное изученіе поперечныхъ разрѣзовъ показало однако, что надъ передней стѣнкой ушнаго пузыря къ верхнему краю боковой стѣнки мозга прилегаетъ кучка клѣтокъ, которая можетъ быть принята за остатокъ шнура, или ганглія Дорна. Подобная же кучка клѣтокъ наблюдается немного выше между покрышкой четвертаго желудочка и кожей.

Особенности въ развитіи группы *vagi* заключаются въ томъ, что центральный отдѣлъ ея значительно спустился на бока мозга, какъ это видно изъ разрѣзовъ за ушнымъ пузыремъ (Табл. IV, *fig. 29* и *30, IX). Glossopharyngeus*, представляющій ганглiозное вздутіе при вступленіи въ жаберную дугу и прилегающій имъ къ эпидермическому утолщенію, въ центральномъ отдѣлѣ еще связанъ съ зачаткомъ блуждающаго нерва и начинается немного ниже его. Передняя часть этого послѣдняго приняла характеръ клѣточнаго шнура, тѣсно прилегающаго къ бокамъ мозга и на уровнѣ второй жаберной дуги дающаго въ эту послѣднюю первую жаберную вѣтвь (Табл. IV, *fig. 31*, X_1). Ганглiозно вздутый конецъ этой вѣтви тѣсно прилегаетъ къ соотвѣтствующему жаберному эпидермическому утолщенію; за нею зачатокъ блуждающаго нерва сверху со-

храняетъ характеръ клѣточной пластинки, а снизу образуетъ надъ жаберными дугами ганглiозное вздутiе (Табл. IV, *fig. 32, X*; *fig. 33*, X_2). За второй жаберной вѣтвью сверху отъ зачатка *vagi* остается только комиссура къ спинномозговымъ нервамъ; остальныя же вѣтви дифференцируются изъ задняго конца вышеупомянутаго ганглiознаго вздутiя, которое особенно тѣсно прилегаетъ къ жаберному утолщенiю (Табл. IV, *fig. 33* и *34*, *c*; послѣднiй разрѣзъ прошелъ уже за концомъ *vagi).*

Зародышъ ската на 26-й день развитiя (Табл. I, *fig. 8)* въ болѣе рѣзкой формѣ показываетъ начальное расчлененiе группы *vagi*. Отъ раньше указанной связи съ группой *facialis*, даже въ видѣ отдѣльныхъ группъ клѣтокъ, не осталось и слѣда. *Glossopharyngeus* только у самаго мозга связанъ съ *vagus*, передняя часть котораго надвигается надъ нимъ, какъ это видно изъ представленнаго рисунка. Ясно видна комиссура къ спинномозговымъ нервамъ. Первая жаберная вѣтвь получила бо̀льшую самостоятельность (Табл. IV, *fig. 35).* Лежащiй за ней отдѣлъ *vagi* образуетъ надъ жаберной областью компактный ганглiй, прилегающiй къ жаберному эпидермическому утолщенiю (Табл. IV, *fig. 36).* Отъ передняго конца его отчленяется вторая жаберная вѣтвь; заднiй же пока заключаетъ остальныя производныя *vagi*.

Указанное расчлененiе зачатка блуждающаго нерва касается лишь наружной его формы; внутренняя дифференцировка наступаетъ позже и нѣсколько другимъ путемъ. Вся часть зачатка выше жаберной области, особенно переднiй отдѣлъ его, направляющiйся къ слуховому пузырю, заключаетъ въ себѣ элементы всѣхъ производныхъ его.

Pristiurus melanostomus въ 8 mm (Табл. VII, *fig. 33)* въ группѣ *vagi* представляетъ степень развитiя, близкую къ вышеописанной; существуетъ корневая связь между *glossopharyngeus* и *vagus* (Табл. V, *fig. 17)*, равно какъ и комиссура къ спинномозговымъ нервамъ. Зачатокъ *vagi* принимаетъ косое направленiе отъ ушнаго пузыря къ заднему отдѣлу жаберной области; на пути онъ отдѣляетъ первую жаберную вѣтвь и образуетъ въ заднемъ своемъ отдѣлѣ ганглiозное вздутiе подъ эпи-

дермическимъ жабернымъ утолщеніемъ (Табл. V, *fig. 18; IX*, X_1, *X*). Изъ передней части послѣдняго дифференцируется вторая жаберная вѣтвь; ниже оно распадается на рядъ клѣточныхъ группъ, изъ которыхъ передняя соотвѣтствуетъ третьей жаберной вѣтви, а остальныя дадутъ между прочимъ начало для *ramus lateralis* и *r. intestinalis* (Табл. V, *fig. 19* и *20*). Первому изъ нихъ принадлежатъ, повидимому, тѣ элементы, которые болѣе тѣсно прилегаютъ къ эпидермическому утолщенію, а второму — тѣ, которые вклиниваются между стѣнкой задняго конца жаберной полости и мезодермомъ на границѣ спланхноплевры и соматоплевры.

Pristiurus melanostomus въ 10 mm имѣетъ лишь крайне ограниченную связь между IX и X парами нервовъ. Корень *vagi* лежитъ выше. Ниже комиссуры къ спиннымъ нервамъ сохраняется еще пластинчатый характеръ зачатка *vagi* до жаберной области. Здѣсь происходитъ выдѣленіе жаберныхъ вѣтвей, изъ которыхъ первая имѣетъ самостоятельный ганглій, а остальные отдѣлы—одинъ нераздѣльный подъ соотвѣтствующими эпидермическими утолщеніями. Въ общемъ развитіе не представляетъ большаго успѣха и сходно съ предъидущимъ эмбріономъ.

Torpedo ocellata въ 10 mm обнаруживаетъ въ группѣ *vagi* слѣдующія особенности. Вся пластинка очень широка; передній конецъ ея, общій для *glossopharyngeus* и *vagus*, начинается за ушнымъ пузыремъ, на уровнѣ средины его; онъ компактенъ, тогда какъ верхняя часть пластинки, переходящая въ комиссуру къ спинномозговымъ нервамъ, очень рыхла. Конецъ этотъ сверху лишь прилегаетъ къ мозгу; связь между нимъ и мозгомъ устанавливается немного ниже, при чемъ нѣкоторыя корневыя волокна направляются въ наружную часть пластинки, откуда дифференцируется *glossopharyngeus*, часть же въ внутреннюю, переходящую въ общій отдѣлъ *vagi*, заднимъ концомъ наклоняющійся къ жаберной области. На уровнѣ дна слухового пузыря языкоглоточный нервъ и первая жаберная вѣтвь блуждающаго обособляются; изъ задняго ганглiознаго отдѣла послѣдовательно выдѣляются вторая и третья жаберныя вѣтви *vagi*;

остается заднiй конецъ для не дифференцировавшихся еще вѣтвей (*ramus intestinalis* и *r. lateralis*). Какъ *glossopharyngeus*, такъ и всѣ жаберныя вѣтви приближаются своими ганглiозными вздутiями къ верхнему и заднему краю соотвѣтствующихъ жаберныхъ щелей и вступаютъ здѣсь въ тѣсное соединенiе съ эпидермомъ, образуя извѣстные жаберные органы. Такъ какъ въ самомъ заднемъ отдѣлѣ общаго ганглiознаго зачатка *vagi* нижняя группа клѣтокъ прилегаетъ къ стѣнкѣ слабо выраженной пятой жаберной (шестой висцеральной) щели, то эта группа видимо и дастъ начало для четвертой жаберной вѣтви и *ramus intestinalis*, тогда какъ верхняя группа, прилегающая къ концу жабернаго утолщенiя, произведетъ *ramus lateralis vagi.*

Дальнѣйшее развитiе будетъ представлено на зародышахъ *Acanthias vulgaris.* Изъ особенностей развитiя въ раннихъ стадiяхъ могу указать здѣсь, что мною замѣчены были у эмбрiона въ 9mm клѣточные узлы на мозгу, во первыхъ, позади *acusticofacialis*, надъ переднимъ краемъ слуховаго пузыря, и во вторыхъ, надъ зачаткомъ *vagi,* тотчасъ за языкоглоточнымъ нервомъ. Образованiя эти, можетъ быть, соотвѣтствуютъ рудиментарнымъ ганглiямъ Дорна, или же должны имѣть иное значенiе. Другая особенность названнаго эмбрiона заключается въ томъ, что между *glossopharyngeus* и *vagus* наблюдается почти полное раздѣленiе и въ центральной части.

Что касается упомянутыхъ выше клѣточныхъ узловъ, то переднiй изъ нихъ, весьма вѣроятно, принадлежитъ къ *acusticofacialis* и представляетъ остатокъ промежуточной между группами *facialis* и *vagi* части общаго зачатка периферической нервной системы. Второй, видимо, принадлежитъ блуждающему нерву на тѣхъ же основанiяхъ. Если, согласно съ Дорномъ, на первый смотрѣть, какъ на недоразвившiйся черепной ганглiй, то также надо смотрѣть и на второй, который по положенiю своему долженъ представлять рудиментъ ганглiя между *glossopharyngeus* и *vagus*, а предполагать здѣсь существованiе когда либо самостоятельнаго нерва, кажется, нѣтъ ни малѣйшаго основанiя.

Описанные выше на мѣстѣ этихъ ганглiевидныхъ образованiй шнуры у *Raja* даютъ поводъ смотрѣть на нихъ, только какъ на остатки раньше существовавшей здѣсь связи, которая сначала выражалась клѣточными пластинками или шнурами, а вслѣдствiе недоразвитiя ихъ явилась представленной у *Torpedo* и *Acanthias* клѣточными группами, изолированными совсѣмъ или отчасти.

Если существовала раньше связь между группами *facialis* и *vagi*, то съ раздѣленiемъ ихъ въ силу развитiя ушнаго пузыря первоначально она выражалась комиссурой, на подобiе той, которая наблюдается между блуждающимъ нервомъ и спинными; затѣмъ комиссура порвалась, и часть ея спереди представилась клѣточной кучкой, лежащей за *facialis*, а сзади—таковой же надъ *vagus*.

Появленiе узелка надъ *vagus* въ данномъ случаѣ можетъ быть связано съ малымъ развитiемъ передняго конца зачатка группы *vagi* и почти полнымъ раздѣленiемъ языкоглоточнаго и блуждающаго нервовъ. А что раздѣленiе это обыкновенно не совершается такъ рано у *Acanthias*, доказывается тѣмъ, что у болѣе развитыхъ эмбрiоновъ того же вида (напр. въ 13 mm) связь между обоими нервами выражена широкой и мощной комиссурой, лежащей ближе къ мозгу и представляющей собственно общую корневую часть для всѣхъ вѣтвей *vagi*.

У эмбрiона въ 14 mm наблюдаются тѣ же отношенiя (Таб. I, *fig. 9*). Весь зачатокъ группы *vagi* связанъ съ мозгомъ лишь въ передней своей части надъ языкоглоточнымъ нервомъ, гдѣ онъ образуетъ небольшое утолщенiе. Задняя часть его тотчасъ же уклоняется къ кожѣ, такъ что вся пластинка является поставленной косо къ продольной оси зародыша. Комиссура къ спинномозговымъ нервамъ выражена слабѣе. Надъ жаберной областью заднiй и нижнiй отдѣлы зачатка *vagi* образуютъ сплошную ганглiозную массу, отъ которой книзу послѣдовательно отдѣляются три жаберныхъ вѣтви.

Тогда какъ верхняя пластинчатая часть зачатка сохраняетъ исключительно клѣточный характеръ, здѣсь мы имѣемъ дѣло съ образованiемъ нервныхъ волоконъ въ направленiяхъ

отдѣляющихся вѣтвей. Гангліозно вздутыя части каждой изъ нихъ, равно какъ и языкоглоточнаго нерва, прилегаютъ къ соотвѣтствующимъ эпидермическимъ утолщеніямъ, а задній конецъ общаго ганглія, прилегая къ концу жабернаго утолщенія, несетъ въ себѣ элементы для *ramus lateralis* и *r. intestinalis* (Табл. V, *fig. 23*).

У изученнаго мною эмбріона въ 15 mm языкоглоточный нервъ кажется совершенно обособленнымъ отъ блуждающаго; корень его тонокъ, но периферическая часть надъ жаберной дугой вѣерообразно (на поперечномъ разрѣзѣ) расширяется, образуя родъ треугольника, основаніемъ своимъ сидящаго на широкомъ жаберномъ эпидермическомъ утолщеніи. Нервныя волокна занимаютъ внутреннюю его часть, и нижнимъ своимъ концомъ онъ тѣснѣе связуется съ эпидермомъ отчасти изнутри жаберной щели.

Vagus начинается также очень тонкимъ цилиндрическимъ корнемъ назади языкоглоточнаго нерва и приблизительно на томъ же уровнѣ. Кзади онъ дѣлается шире и принимаетъ характеръ пластинки, стоящей къ мозгу наклонно и на уровнѣ второй жаберной дуги переходящей снизу въ гангліозную массу. Отъ нея отдѣляется первая жаберная вѣтвь съ подобными же особенностями въ периферическомъ отдѣлѣ, которыя были указаны для *glossopharyngeus*: гангліозная часть его на большомъ протяженіи прилегаетъ къ жаберному утолщенію, а волокнистый конецъ по верхней и задней стѣнкѣ второй жаберной щели опускается въ жаберную дугу. Такой же характеръ, но съ меньшимъ развитіемъ, имѣетъ вторая жаберная вѣтвь.

Центральная часть пластинки на всемъ протяженіи прилегаетъ къ мозгу и вступаетъ съ нимъ въ связь при посредствѣ развившихся уже корешковъ. Послѣдніе очень тонки и образуются изъ отдѣльныхъ волоконецъ, въ неограниченномъ числѣ выростающихъ изъ самаго зачатка *vagi* въ мозгъ. Убѣдиться въ этомъ можно изъ того, что рядомъ съ волокнами, связующими мозгъ и зачатокъ, встрѣчаются такія, которыя, исходя изъ зачатка, концомъ своимъ мозга еще не достигли

(ни на предъидущемъ, ни на послѣдующемъ разрѣзахъ соотвѣтствующаго ему продолженія не наблюдалось), а также и изъ того, что вблизи зачатка волокна толще, чѣмъ у мозга. Такъ устанавливается связь между описываемыми отдѣлами периферической и центральной нервной системы.

За второй жаберной вѣтвью, въ силу того, что туловищные сомиты выступаютъ кверху и наружу, центральная часть зачатка *vagi* отдѣляется отъ периферической, которая еще далеко простирается назадъ; центральная же, постепенно дѣлаясь тоньше и заостряясь, переходитъ въ вышеописанную комиссуру къ спинномозговымъ нервамъ. Отъ общаго въ задней части ганглія за четвертой жаберной щелью отдѣляется незначительныхъ размѣровъ третья жаберная вѣтвь; за пятой жаберной (шестой висцеральной) щелью можетъ быть отдѣленъ ничтожный еще участокъ для *ramus intestinalis*, а надъ нимъ и далѣе подъ эпидермическимъ утолщеніемъ и въ тѣсной связи съ концомъ его— *ramus lateralis*.

Эмбріонъ въ 16 mm въ отличіе отъ только что описаннаго обнаруживаетъ связь между языкоглоточнымъ и блуждающимъ нервами, при чемъ эта связь выражается направленіемъ элементовъ, какъ бы переходящихъ изъ общаго корня *vagi* въ *glossopharyngeus*. Послѣдній обладаетъ двумя корнями: переднимъ, тянущимся въ промежуткѣ между мозгомъ и ушнымъ пузыремъ, и заднимъ, выходящимъ изъ мозга подъ прямымъ угломъ, тотчасъ надъ переднимъ изъ корешковъ *vagi*, которыхъ я насчиталъ до десяти.

Относительно происхожденія этихъ послѣднихъ препаратъ представляетъ также доказательства въ пользу выростанія ихъ отъ периферіи. Въ то же время въ мозгу наблюдаются уже типичныя нервныя клѣтки, отростки которыхъ могутъ быть прослѣжены до корней. Такимъ образомъ происхожденіе корешковъ двоякой природы: волокна, ихъ составляющія, выростаютъ и центробѣжно, и центростремительно.

Общій корень *vagi*, связующійся съ мозгомъ упомянутыми корешками, представляетъ почти цилиндрическій шнуръ, передній конецъ котораго снаружи прилегаетъ къ языкоглоточ-

ному нерву. Изгибаясь дугообразно и слегка опускаясь заднимъ концомъ, онъ почти цѣликомъ переходитъ въ первую жаберную вѣтвь, за которой тянется вдоль спины также слегка изогнутая комиссура къ спинномозговымъ нервамъ.

Комиссура эта въ переднемъ своемъ отдѣлѣ отчасти волокниста, и волокна дугообразно направляются внизъ къ общей ганглiозной части блуждающаго нерва; въ заднемъ отдѣлѣ она состоитъ исключительно изъ клѣтокъ и передъ первымъ спинномозговымъ нервомъ образуетъ ганглiозное вздутiе, какъ бы соотвѣтствующее первому не вполнѣ развитому спинномозговому ганглiю. Часть ея между этимъ вздутiемъ и первымъ развитымъ спиннымъ ганглiемъ толще, чѣмъ комиссуры между передними спинными узлами.

Сколько я могъ замѣтить, подъ заднимъ концемъ комиссуры выходятъ изъ мозга три переднихъ двигательныхъ корешка; слѣдующiй—уже подъ первымъ спиннымъ узломъ, т. е. принадлежитъ къ системѣ перваго спиннаго нерва.

За первой жаберной вѣтвью въ заднюю часть *vagi* вступаютъ волокна изъ передняго отдѣла комиссуры и, тогда какъ вторая жаберная вѣтвь получаетъ волокна изъ одного источника съ первой, т. е. изъ главнаго корня по преимуществу, заднiй отдѣлъ *vagi* (третья жаберная вѣтвь, *ramus intestinalis*), получаетъ волокна главнымъ образомъ изъ передняго отдѣла комиссуры, откуда они и распространяются по жаберной области вѣерообразно. По выдѣленiи третьей жаберной вѣтви въ заднемъ концѣ нерасчленившагося еще ганглiя наблюдается наружное раздвоенiе, при чемъ верхняя часть, видимо, соотвѣтствуетъ боковому нерву, а нижняя — внутренностной вѣтви (*ramus intestinalis*).

Въ общемъ группа *vagi* у изучаемаго зародыша представляетъ слѣдующую картину: *glossopharyngeus* самостоятеленъ почти вполнѣ; первая жаберная вѣтвь соединена съ остальнымъ зачаткомъ только въ общемъ корнѣ; для второй, третьей и четвертой жаберныхъ вѣтвей, *ramus intestinalis* и *lateralis* существуетъ еще общее ганглiозное утолщенiе, раздѣленное лишь

снаружи, тогда какъ *glossopharyngeus* и первая жаберная вѣтвь обладаютъ самостоятельными гангліями.

Въ способѣ соединенія съ покровами наблюдается слѣдующее осложненіе, выраженное хорошо лишь у двухъ первыхъ нервовъ (*IX* и *X*,): гангліи прилегаетъ къ средней и верхней части эпидермическаго утолщенія, собственно нервъ—къ верхней и задней стѣнкѣ соотвѣтствующей жаберной щели; въ силу этого получается раздвоеніе нерва въ периферическомъ отдѣлѣ и раздѣленіе жабернаго утолщенія. Въ заднемъ отдѣлѣ *vagi* эти отношенія выражены слабѣе, и эпидермическое утолщеніе не представляетъ видимаго расчлененія. Самый задній конецъ послѣдняго по верхней границѣ жаберной области особенно утолщенъ и рѣзко отличается отъ простаго эпидерма; къ нему прилегаетъ зачатокъ боковаго нерва.

Эмбріонъ въ 18 mm былъ изученъ также на вертикальныхъ разрѣзахъ; часть ихъ представлена на *fig.* 24—29, Табл. V. Сколько можно судить по нимъ, здѣсь языкоглоточный нервъ и блуждающій только тѣсно сближены своими корнями (Табл. V, *fig.* 28). Корень перваго изъ нихъ очень широкъ и составленъ нѣсколькими корешками, изъ которыхъ передній косо направляется впередъ между мозгомъ и ушнымъ пузыремъ; задній же — назадъ, подъ корень *vagi*. Всѣхъ корешковъ языкоглоточнаго нерва я насчиталъ до семи.

Передній конецъ блуждающаго нерва прикрываетъ собой три заднихъ корешка языкоглоточнаго, косо перекрещиваясь съ ними. Здѣсь уже можно видѣть, что значительная часть волоконъ изъ главнаго корня, прямо слѣдуя по верхнему краю зачатка *vagi*, направляется въ задній отдѣлъ его, откуда, какъ увидимъ далѣе, развивается *ramus lateralis*. Волокна занимаютъ внутреннюю и верхнюю часть зачатка *vagi*; подъ ними — ганглiозная масса, расчленяющаяся по вѣтвямъ (*X*, , *X*,, , *X*, *fig.* 28, Табл. V). Всѣ три жаберныя вѣтви выражены опредѣленно; онѣ получаютъ волокна и изъ общаго корня, спереди, и изъ комиссуры, которая представлена на *fig.* 24—27, Табл. V. Она тянется клѣточнымъ шнуромъ до перваго спинномозговаго нерва (*fig.* 26, *sp'*), тѣсно прилегаетъ къ мозгу

(*fig. 25*) и связуется съ нимъ цѣлой системой корешковъ (*fig. 24*).

Особеннаго вниманія заслуживаетъ изученіе задняго отдѣла блуждающаго нерва. Здѣсь наблюдается ясное раздѣленіе его позади третьей жаберной вѣтви на два участка, изъ которыхъ одинъ направляется книзу, къ пограничному перегибу между спланхно- и соматоплеврой за жаберной областью, и даетъ начало для *ramus intestinalis*; другой верхній болѣе широкій горизонтально направляется назадъ, подъ эпидермическимъ утолщеніемъ, которое также простирается за жаберную область; это—начальный *ramus lateralis*.

Природа и происхожденіе его крайне своеобразны. Уже за третьей жаберной вѣтвью отъ общей гангліозной части *vagi* отдѣляется назадъ цѣлый рядъ волоконъ, которыя вскорѣ тѣсно прилегаютъ къ эпидерму; волокна эти соединяются пучками, число которыхъ значительно и едва ли имѣетъ значеніе (я насчиталъ ихъ до восьми). Выше было указано, что сюда же направляется часть волоконъ изъ передняго корня; такимъ образомъ система боковаго нерва, являясь связанной непосредственно съ мозгомъ, главную массу своихъ волоконъ получаетъ изъ гангліозной части блуждающаго нерва.

У *glossopharyngeus* и жаберныхъ вѣтвей *vagi* наблюдается также выше подмѣченная двойственность соединенія съ эпидермомъ: надъ жаберной дугой и позади соотвѣтствующей жаберной щели.

Эмбріонъ въ 19 mm (Табл. I, *fig. 10*) изучался на поперечныхъ разрѣзахъ (Табл. V, *fig. 30—37*). Здѣсь вполнѣ ясно представлено описанное выше двойственное соединеніе языкоглоточнаго нерва и вѣтвей *vagi* съ эпидермическимъ утолщеніемъ. Такъ, тотчасъ за ушнымъ пузыремъ мы имѣемъ этотъ случай для *glossopharyngeus*: отъ ганглія его идетъ толстый выростъ горизонтально и прилегаетъ къ утолщенію тотчасъ подъ ушнымъ пузыремъ; главный стволъ прилегаетъ къ верхнему и заднему краю второй висцеральной щели. Между обоими пунктами соприкосновенія нервъ значительно отстаетъ отъ по-

крововъ. Подобныя же отношенія представлены на *fig. 31*, Табл. V, для первой жаберной вѣтви.

Корень языкоглоточнаго нерва широкъ, и къ задней части его снаружи и сзади тѣсно прилегаетъ передній конецъ общаго корня блуждающаго нерва. Въ этомъ корнѣ немного кзади но еще передъ первой жаберной вѣтвью, отдѣляется снаружи пучекъ волоконъ (Табл. V, *fig. 30, n. l*); за первой жаберной вѣтвью онъ снова теряетъ свою самостоятельность, входя въ общую гангліозную часть (Таб. V, *fig. 31, n. l.*). Въ ней занимаетъ онъ наружное и верхнее положеніе и за второй жаберной вѣтвью выходитъ наружу рядомъ отдѣльныхъ волоконъ, которыя подъ эпидермическимъ утолщеніемъ продолжаются горизонтально за жаберную область, образуя начало боковаго нерва. На основаніи сказаннаго описываемый пучекъ волоконъ я считаю предпочтительно принадлежащимъ боковому нерву, который, имѣя ограниченное протяженіе въ периферическомъ отдѣлѣ, въ центральномъ—обладаетъ корнемъ, простирающимся впередъ до передняго конца общаго корня блуждающаго нерва, т. е. до той части его, которая налегаетъ на корень языкоглоточнаго нерва. Что это утвержденіе имѣетъ основаніе помимо общаго направленія волоконъ, которое было подмѣчено уже ранѣе (эмбріонъ въ 18 mm), слѣдуетъ изъ того, что, по мѣрѣ того какъ волокна боковаго нерва отдѣляются, количество ихъ въ гангліозной части уменьшается, и передъ третьей жаберной вѣтвью они остаются только съ внутренней стороны ганглія.

Съ обособленіемъ третьей жаберной вѣтви ганглій дѣлается меньше (Табл. V, *fig. 32, 33*; *Xg*), но отдѣленіе волоконъ въ боковое утолщеніе еще продолжается, и онъ прилегаетъ къ послѣднему своимъ верхнимъ концомъ (Табл. V, *fig. 34, Xg)*. Такимъ образомъ онъ заключаетъ еще элементы и для *ramus lateralis*, и для *ramus intestinalis*, но главнымъ образомъ для послѣдняго. За шестой висцеральной (пятой жаберной) щелью отдѣленіе волоконъ для боковаго нерва прекращается, и остальной ганглій прилегаетъ къ задней стѣнкѣ ея (Табл. V, *fig. 34. 35*; *Xgi)*, продолжаясь далѣе подъ концомъ

жабернаго утолщенія (Табл. V, *fig. 36, Xi*). Такъ представленъ самостоятельный зачатокъ *rami intestinalis*: онъ всецѣло состоитъ изъ клѣточныхъ элементовъ, и волоконъ пока въ немъ не замѣтно. Задній конецъ его можно прослѣдить до передней боковой границы между спланхно — и соматоплеврой.

Помимо упомянутой выше передней части общаго корня блуждающій нервъ связуется съ мозгомъ на большомъ протяженіи (Ср. *fig. 18*, Табл. VII). Отдѣльные корешки послѣдовательно выходятъ вплоть до комиссуры къ спинномозговымъ нервамъ, которая лежитъ ближе къ спинѣ и тонкимъ шнуромъ достигаетъ до перваго спиннаго узла (Табл. V, *fig. 37*, *).

Очень близкую степень развитія группы блуждающаго нерва къ только что описанной представляетъ *Pristiurus melanostomus* въ 11,5 mm длиной (Табл. VII, *fig. 34*). То же наружное обособленіе волоконъ для боковаго нерва и вмѣстѣ съ тѣмъ даже нѣсколько бо̀льшее развитіе его въ длину, такъ какъ боковая линія здѣсь дальше выдается за жаберную область. Послѣднія волокна его выходятъ изъ ганглія на уровнѣ третьей жаберной дуги. Четвертая жаберная вѣтвь, несущая въ себѣ матеріалъ и для *ramus intestinalis*, представляетъ значительно меньшее развитіе и обнаруживаетъ клѣточный, эмбріональный характеръ. *Glossopharyngeus* и остальныя жаберныя вѣтви обособлены совершеннѣе, и первыя двѣ обнаруживаютъ то двойное соединеніе съ эпителіемъ жабернаго утолщенія, на которое раньше было обращено вниманіе. Комиссура въ заднемъ концѣ сравнительно тоньше.

Изъ болѣе развитыхъ зародышей *Acanthias vulgaris* ближайшими къ вышеописаннымъ являются представленные на *fig. 11* и *12*, Табл. I. Уже изъ изученія эмбріона въ 22 mm длиною видно, что боковой нервъ получилъ здѣсь бо̀льшее развитіе. Вмѣстѣ съ тѣмъ центральный отдѣлъ *vagi* болѣе отодвинулся впередъ, а каждая изъ трехъ жаберныхъ вѣтвей его получила бо̀льшую самостоятельность.

Изъ изученія поперечныхъ разрѣзовъ эмбріона въ 22 — 24 mm легко убѣдиться, что указанная выше диффиренцировка передняго корня блуждающаго нерва получила дальнѣйшее

развитіе. Волокна, входящія въ составъ его, тянутся въ центральной нервной системѣ впереди языкоглоточнаго нерва и образуютъ тамъ самостоятельный пучекъ надъ пучкомъ, нѣсколько болѣе толстымъ и переходящимъ въ корень *glossopharyngei.* Пучекъ этотъ вслѣдъ за тѣмъ цѣликомъ переходитъ въ передній корень *vagi*, на половину состоящій изъ клѣточныхъ элементовъ. Вскорѣ къ нему присоединяются изъ мозга новые пучки волоконъ, вслѣдствіе чего раньше названный пучекъ оттѣсняется наружу, что становится особенно очевиднымъ при корнѣ первой жаберной вѣтви. Получается картина, подобная представленной на *fig. 30*, Табл. V (*n. l.*). Кзади онъ опять погружается въ гангліозную часть, но остается въ ней до извѣстной степени обособленнымъ. Рядомъ съ нимъ тянутся еще пучки волоконъ, позже вышедшихъ изъ мозга, но они занимаютъ внутреннее положеніе. На уровнѣ второй жаберной вѣтви положеніе пучковъ мѣняется: первый изъ вышеуказанныхъ перемѣщается на верхнюю поверхность ганглія, вторые болѣе отодвигаются книзу. Два рода описанныхъ пучковъ имѣютъ, повидимому, различное происхожденіе и различную судьбу; размѣры ихъ и количественное содержаніе въ нихъ волоконъ мѣняются въ различныхъ отдѣлахъ. Зависитъ это, можно полагать, во первыхъ, отъ поступленія новыхъ волоконъ изъ центральной нервной системы, во вторыхъ, отъ образованія таковыхъ элементами самого ганглія и, въ третьихъ, отъ выхода волоконъ въ периферическія вѣтви.

Вышеупомянутый передній пучекъ, заходящій впередъ за корень языкоглоточнаго нерва, имѣетъ, какъ мы предположили выше, предпочтительное отношеніе къ боковому нерву, или, лучше сказать, къ боковымъ нервамъ (дальше мы пояснимъ, какъ понимать это выраженіе). Вторая группа пучковъ, занимающая въ гангліѣ болѣе внутреннее положеніе и образующаяся главнымъ образомъ изъ мозга[1]) за языкоглоточнымъ

---

[1]) Называя эти волокна *выходящими* изъ мозга, въ данномъ случаѣ, равно какъ и выше, я хотѣлъ обозначить всѣ волокна, которыя связуютъ ганглій съ мозгомъ,—образовались ли они центробѣжно или центростреми-

первомъ, послѣдовательно переходитъ въ жаберныя вѣтви и въ концѣ концовъ въ *ramus intestinalis*.

Описывая развитіе группы блуждающаго нерва, мы въ свое время указывали на отношенія различныхъ его отдѣловъ къ эпидермическому утолщенію жаберной области, не вдаваясь въ разсмотрѣніе тѣхъ измѣненій, которыя оно съ возрастомъ претерпѣваетъ, такъ какъ это будетъ изучено особо. Намъ теперь важно только отмѣтить тотъ фактъ, что утолщеніе это является разбитымъ на отдѣльные участки, которые въ области группы блуждающаго нерва находятся въ связи съ различными отдѣлами этой группы. Два рода этихъ участковъ могутъ быть отмѣчены въ изучаемую стадію: во первыхъ, по заднему и верхнему краю жаберныхъ щелей, и во вторыхъ, надъ ними—въ томъ же числѣ, но не въ одинаковой формѣ. Они попарно соотвѣтствуютъ языкоглоточному нерву и четыремъ вѣтвямъ блуждающаго.

Выше еще для болѣе юныхъ эмбріоновъ (19 mm) указываемо было на двойственную природу и на двоякое соединеніе съ эпидермомъ периферическихъ отдѣловъ языкоглоточнаго и первой жаберной вѣтви блуждающаго нервовъ. Въ данномъ случаѣ эти особенности выражены болѣе рельефно.

На одномъ изъ поперечныхъ разрѣзовъ позади ушнаго пузыря можно наблюдать картину, представленную на *fig. 19*, Табл. VII. Здѣсь мы видимъ, что отъ ганглія *glossopharyngei*, раньше находившагося подъ кожей, а теперь глубоко подъ ней лежащаго, идутъ двѣ вѣтви: одна болѣе значительная, собственно языкоглоточный нервъ, опускается книзу и прилегаетъ къ утолщенію верхней и задней стѣнки жаберной щели; другая направляется слегка вверхъ и прилегаетъ къ обособленному утолщенію надъ жаберной щелью. На предъидущихъ разрѣзахъ видно, что конецъ этой вѣтви удаляется кверху, слѣдуя за разростающимся въ видѣ строчки эпидермическимъ утолщеніемъ (Табл. I, *fig. 11* и *12, a*).

тельно. Выраженіе, слѣдовательно, имѣетъ исключительно описательный смыслъ, не заключая въ себѣ генетическаго.

Слѣдя за происхожденіемъ волоконъ этой вѣтви, легко убѣдиться, что они выходятъ изъ наружнаго пучка *glossopharyngei*, который у мозга сливается съ вышеописаннымъ переднимъ корнемъ *vagi*. Такимъ образомъ связь обоихъ нервовъ, въ болѣе простой формѣ выраженная на болѣе раннихъ стадіяхъ, остается и здѣсь, но въ другомъ видѣ.

Отношенія, представленныя для языкоглоточнаго нерва, въ той же формѣ повторяются и для первой жаберной вѣтви блуждающаго, т. е. отъ ганглія внизъ направляется сама вѣтвь, прилегая къ утолщенію стѣнки жаберной щели, а кверху вѣтвь болѣе тонкая —къ утолщенію надъ этой щелью, которое, подобно лежащему надъ *glossopharyngeus*, вытягиваясь строчкой кверху и впередъ (Табл. I, *fig. 11* и *12*, *b*), даетъ соотвѣтствующее направленіе подходящему къ ней нерву. Изученіе хода волоконъ въ этой наджаберной вѣточкѣ приводитъ къ заключенію, что они происходятъ изъ перваго наружнаго пучка волоконъ *vagi*, т. е. изъ того же источника, какъ и наджаберная вѣточка языкоглоточнаго нерва.

Со второй жаберной вѣтвью *vagi* повторяется то же, что и съ первой, т. е. отдѣленіе наджаберной вѣточки при тѣхъ же измѣненіяхъ въ ходѣ волоконъ. Различіе заключается въ томъ, что вѣточка эта гораздо слабѣе, чѣмъ у первой жаберной вѣтви, которая въ свою очередь слабѣе принадлежащей языкоглоточному нерву. Равнымъ образомъ пункты соединенія съ эпидермическими утолщеніями у второй жаберной вѣтви болѣе сближены. Направленіе периферическаго конца наджаберной вѣточки здѣсь также другое, такъ какъ соотвѣтствующее ей эпидермическое утолщеніе разростается строчкой назадъ и слегка кверху (Табл. I, *fig. 11* и *12, c*).

У третьей жаберной вѣтви *vagi* тоже можетъ быть указана соотвѣтствующая ей наджаберная вѣточка; но только она въ центральной своей части еще менѣе обособлена, чѣмъ у предъидущей жаберной вѣтви. Дѣйствительно, при обособленіи этой вѣтви мы наблюдаемъ на поперечномъ разрѣзѣ такую картину: ганглій блуждающаго нерва верхнимъ концомъ прилегаетъ къ утолщенному эпидерму надъ четвертой жаберной щелью

и подъ концомъ наджабернаго утолщенія, соотвѣтствующаго второй жаберной вѣтви; нижній конецъ его продолжается въ третью жаберную вѣтвь, которая и приходитъ въ соприкосновеніе съ утолщеннымъ эпидермомъ стѣнки жаберной щели.

Въ сущности самостоятельной вѣтви здѣсь нѣтъ, а есть только двойная связь съ эпидермическими утолщеніями, т. е. тѣ отношенія, которыя были указаны для первыхъ жаберныхъ вѣтвей на болѣе раннихъ стадіяхъ развитія.

Связь верхняго конца ганглія съ эпидермомъ остается за третьей жаберной вѣтвью и болѣе рельефно выражена надъ четвертой, гдѣ собственно и происходитъ раздѣленіе задняго конца *vagi* на *ramus lateralis* и на *ramus intestinalis*.

Волокна, выходящія изъ ганглія надъ третьей жаберной вѣтвью *vagi*, тѣсно прилегая къ эпидермическому утолщенію, вытянутому въ видѣ строчки, тянутся назадъ параллельно наджаберной вѣточкѣ второй жаберной вѣтви; они составляютъ наджаберную вѣточку третьей жаберной вѣтви.

Четвертая жаберная вѣтвь *vagi* обнаруживаетъ такую же двойственность въ соединеніи съ эпидермомъ, какъ и третья жаберная вѣтвь. Также ганглій верхнимъ концомъ прилегаетъ подъ концомъ послѣдней наджаберной вѣточки, а нижнимъ направляется за пятую жаберную щель и вступаетъ въ соединеніе съ эпидермомъ ея верхней стѣнки. Вмѣстѣ съ этимъ происходитъ раздѣленіе ганглія, и верхняя часть его, оставаясь въ связи съ далеко вытягивающимся назадъ эпидермическимъ утолщеніемъ, образующимъ боковую линію, даетъ начало собственно боковому нерву—*ramus lateralis vagi*.

Нижняя же часть ганглія, отдавши короткую четвертую жаберную вѣтвь, тянется назадъ, пріостряется и оканчивается надъ эпидермомъ на границѣ передняго отдѣла сомато-и спланхноплевры. Эта часть блуждающаго нерва даетъ начало для *ramus intestinalis*, который является такимъ образомъ независимымъ отъ четвертой жаберной вѣтви.

Что же касается собственно боковаго нерва, то онъ по спо-

собу образованія своего соотвѣтствуетъ наджаберной вѣточкѣ четвертой жаберной вѣтви блуждающаго нерва.

Суммируя теперь вышесказанное о наджаберныхъ вѣточкахъ языкоглоточнаго нерва и четырехъ вѣтвей блуждающаго, мы приходимъ къ заключенію, что всѣ онѣ по ходу волоконъ берутъ начало изъ одного источника; всѣ онѣ образуются одинаковымъ способомъ и, связуясь съ эпидермическими утолщеніями одинаковаго происхожденія и одной морфологической природы, несутъ одинаковое физіологическое отправленіе. Наиболѣе опредѣленный характеръ изъ нихъ имѣетъ послѣдняя, принадлежащая четвертой жаберной вѣтви. Она представляетъ боковой нервъ, а слѣдовательно и всѣ остальныя наджаберныя вѣточки будутъ принадлежать къ системѣ, которую можно назвать *rami laterales vagi*.

Вся система вмѣстѣ съ тѣмъ представляетъ одно цѣлое, такъ какъ волокна всѣхъ вѣтвей ея исходятъ изъ передняго корня *vagi*, который тянется впередъ надъ ушнымъ пузыремъ; очевидно, онѣ и произошли изъ одного источника, какимъ является верхняя и наружная часть пластинки, которою въ ранніе періоды развитія представлена вся группа блуждающаго нерва.

Въ этой послѣдней, очевидно, совершается двоякаго рода развитіе. Съ одной стороны дифференцировка системы боковаго нерва, а съ другой — развитіе жаберныхъ вѣтвей, изъ которыхъ первой является *glossopharyngeus;* кромѣ бо̀льшаго относительно развитія, онъ ничѣмъ другимъ отъ прочихъ жаберныхъ вѣтвей *vagi* не отличается. Каждая изъ нихъ получаетъ волокна въ послѣдовательномъ порядкѣ изъ разныхъ пунктовъ нервной системы; только корни заднихъ вѣтвей перемѣстились впередъ, можетъ быть, вслѣдствіе развитія туловищной мускулатуры, что доказывается вѣерообразнымъ ходомъ волоконъ въ передней части комиссуры блуждающаго нерва (Табл. V, *fig. 27*). Система боковаго нерва по отношенію къ жабернымъ вѣтвямъ *vagi* является объединяющей.

Слитіе отдѣльныхъ гангліевъ первоначально, вѣроятно, раздѣльныхъ вѣтвей является какъ результатъ перемѣщенія заднихъ корней впередъ. Жаберныя вѣтви, независимо отъ системы боковаго нерва, обнаруживаютъ соблазнительную параллель съ задними корешками спинномозговыхъ нервовъ, которая можетъ быть прошла бы дальше, если принять, что симпатическіе гангліи ихъ слились въ одинъ большой, изъ котораго исходитъ *ramus intestinalis*. Высказывая эти предположенія мимоходомъ, не нахожу основанія развивать ихъ далѣе.

Возвращаясь къ системѣ боковаго нерва, невольно приходится призадуматься надъ судьбой его. И раньше (48), и въ настоящей работѣ я уже высказывалъ предположеніе, что между системой боковаго нерва группы *vagi* и группой лицеваго нерва должна существовать генетическая связь. Много трудностей предстоитъ еще и теперь, чтобъ доказать это положеніе съ очевидностію, но только что изложенные факты даютъ, мнѣ кажется, подкрѣпленіе къ прежнимъ доводамъ.

Тѣсная и продолжительная первоначальная связь между обѣими группами находитъ здѣсь выраженіе въ развитіи передняго корня *vagi*, который, повидимому, принадлежитъ исключительно системѣ боковаго нерва. Его отношеніе къ жабернымъ вѣтвямъ указываетъ на то, что онъ (во всѣхъ своихъ составныхъ частяхъ) является для нихъ какъ бы пришлымъ образованіемъ, на подобіе того какъ передній отдѣлъ группы *facialis* является пришлымъ по отношенію къ тройничному нерву, съ которымъ онъ вступаетъ въ тѣсную связь. Можетъ быть, и система боковаго нерва группы *vagi* когда либо была заднимъ отдѣломъ группы *facialis*, но вслѣдствіе развитія слуховаго пузыря отодвинулась назадъ и первоначальную связь съ ней навсегда утратила, а, вступивъ въ соединеніе съ жаберными вѣтвями, которыя въ свою очередь, весьма вѣроятно, произошли изъ измѣненныхъ спинномозговыхъ нервовъ, образовала группу блуждающаго нерва въ современномъ ея состояніи.

У послѣдняго изученнаго нами эмбріона коммисcура блуждающаго нерва, сначала широкая пластинка, а потомъ шнуръ

съ небольшими утолщеніями, постепенно дѣлаясь тоньше, тянется назадъ до перваго спиннаго ганглія, т. е. приблизительно на томъ же протяженіи, что и *ramus intestinalis*.

Недалеко отъ конца ея, на уровнѣ четвертой жаберной вѣтви, она образуетъ значительное утолщеніе, которое, соотвѣтствуя спинномозговому узлу, однако не достигаетъ надлежащей степени развитія и не соединяется съ соотвѣтствующимъ ему переднимъ нервнымъ корешкомъ, выходящимъ на одномъ съ нимъ уровнѣ. Къ тому же упомянутое утолщеніе съ одной стороны развито слабѣе, чѣмъ съ другой. Другой передній корешокъ подъ комиссурой выходитъ на томъ же почти разстояніи, какъ и въ спинномозговыхъ нервахъ, но безъ соотвѣтствующаго ганглiознаго вздутія въ комисcурѣ; впереди можно различить еще до трехъ болѣе тонкихъ и сближенныхъ между собой переднихъ корешковъ. Большое число послѣднихъ въ области, которую занимаютъ жаберныя вѣтви блуждающаго нерва, подкрѣпляетъ вышевысказанное предположеніе, что всѣ жаберныя вѣтви, включая и *glossopharyngeus*, представляютъ параллель съ спинномозговыми нервами.

Въ дополненіе къ изложенному выше развитію группы блуждающаго нерва у эмбріона въ 22—24 mm, изученнаго на поперечныхъ разрѣзахъ, сообщимъ нѣкоторыя подробности, яснѣе представляющіяся изъ разрѣзовъ горизонтальныхъ эмбріона приблизительно того же возраста (23 mm). Всѣ выше высказанныя положенія о ходѣ волоконъ и образованіи корней получаютъ здѣсь полное подтвержденіе. Количество корешковъ, выходящихъ изъ мозга, очень велико, и образованіе ихъ наблюдается на всемъ протяженіи комиссуры (Табл. VII, *fig. 18*), образующей передъ первымъ спиннымъ ганглiемъ утолщеніе, на которое уже было обращено вниманіе. Спереди по краю мозга, помимо передняго корня *vagi*, представленнаго пучкомъ горизонтально до передней трети ушнаго пузыря тянущихся волоконъ, наблюдаются одинъ за другимъ почти на равныхъ разстояніяхъ другъ отъ друга пучки волоконъ, поперечно разрѣзанные, въ видѣ четырехъ кружковъ, діаметръ которыхъ уменьшается спереди назадъ. Пучки эти, видимо, даютъ глав-

ный контингентъ волоконъ для языкоглоточнаго и трехъ первыхъ жаберныхъ вѣтвей блуждающаго нерва; за ними и подъ ними въ большомъ числѣ наблюдаются выше упомянутые мелкіе корешки. Переднихъ нервныхъ корней (двигательныхъ) подъ группой *vagi* я здѣсь насчиталъ только четыре, но маленькихъ, изъ которыхъ они составляются, до пятнадцати.

Относительно *ramus intestinalis* могу также сказать, что конецъ ганглія *vagi*, отдавъ короткую четвертую жаберную вѣтвь, продолжается за жаберную область и еще разъ приходитъ въ соприкосновеніе съ эпидермомъ, какъ разъ въ томъ мѣстѣ, гдѣ приближается къ послѣднему пограничная часть передняго отдѣла спланхо- и соматоплевры.

Эмбріонъ въ 27 mm представляетъ большую степень концентраціи производныхъ группы *vagi* въ центральномъ отдѣлѣ. Описанные выше четыре пучка волоконъ въ мозгу очень сближены между собой, что соотвѣтствуетъ взаимному сближенію корней жаберныхъ вѣтвей. Корень системы боковаго нерва занимаетъ относительно ихъ переднее и верхнее положеніе; подъ названными пучками, равно какъ и за ними, на протяженіи комиссуры видна масса тонкихъ корешковъ, связующихъ блуждающій нервъ съ мозгомъ. Что касается брюшныхъ (двигательныхъ) корешковъ, лежащихъ подъ группой *vagi* и впереди спинномозговыхъ нервовъ, то я ихъ насчитываю четыре. Два заднихъ имѣютъ тотъ же характеръ, какъ и у спинномозговыхъ нервовъ; волокна ихъ начинаются двумя раздѣльными порціями, которыя затѣмъ соединяются въ одинъ нервъ. Два переднихъ (особенно первый) развиты значительно слабѣе и выходятъ изъ мозга одиночными пучками. Повидимому, они не имѣютъ постояннаго характера, такъ какъ съ одной стороны вблизи мускулатуры они сливаются въ одинъ нервъ, а съ другой — остаются раздѣльными, при чемъ второй изъ нихъ составляется, подобно двумъ заднимъ, изъ двухъ корешковъ.

Суммируя выше приведенныя наблюденія относительно развитія группы блуждающаго нерва, мы приходимъ къ слѣдующимъ заключеніямъ:

1) Первоначально она является отдѣломъ общаго зачатка периферической нервной системы, непосредственно за группой лицеваго нерва и въ связи съ нею. Въ этомъ видѣ она представляетъ клѣточную пластинку, болѣе широкую спереди и спускающуюся концами на бока мозга; заднiй конецъ ея лежитъ пока только на спинной поверхности мозга и простирается надъ всей мало обособленной еще жаберной областью.

2) Переднiе края пластинки раньше всего достигаютъ жаберной области, и изъ нихъ послѣдовательно выдѣляются выросты въ третью, четвертую и т. д. жаберныя дуги по мѣрѣ образованiя висцеральныхъ мѣшковъ. Первый выростъ обособляется прежде всего и представляетъ начальный языкоглоточный нервъ. Вмѣстѣ съ этимъ заднiй конецъ пластинки, разростаясь неправильно, переходитъ въ зачатокъ спинномозговыхъ нервовъ, такъ называемую ганглiозную полоску.

3) Съ образованiемъ четвертой пары висцеральныхъ мѣшковъ, новообразованiемъ сомитовъ въ затылочной области и одновременнымъ опусканiемъ на бока мозга, зачатокъ всей группы блуждающаго нерва принимаетъ слѣдующiй характеръ: впереди отъ него обособился языкоглоточный нервъ на всемъ протяженiи, исключая центральной части; по спинѣ онъ тянется назадъ до спинныхъ нервовъ, книзу съуживается на уровнѣ хорды и снова вѣерообразно расширяется надъ жаберной областью, разростаясь въ нижней части своей назадъ.

4) Въ дальнѣйшемъ развитiи наблюдается постепенная редукцiя центральной части у мозга, такъ что отъ нея остается сзади только комиссура, а одновременно съ этимъ имѣетъ мѣсто развитiе периферическаго отдѣла въ жаберной области, которое и выражается въ новообразованiи жаберныхъ вѣтвей, развитiи ихъ ганглiевъ и въ установленiи связи съ эпидермическимъ жабернымъ утолщенiемъ.

5) Порвавшаяся первоначально связь зачатка съ мозгомъ устанавливается вновь, съ одной стороны, путемъ образованiя многочисленныхъ корешковъ на всемъ протяженiи, гдѣ зачатокъ прилегаетъ къ мозгу,—даже въ области комиссуры, а съ другой,—вслѣдствiе развитiя впереди зачатка общаго для не-

го корня, пучекъ волоконъ котораго въ мозгу далеко подвигается впередъ. Нервныя волокна корней выростаютъ съ одной стороны изъ мозга, съ другой—изъ ганглiозной части зачатка. Одновременно съ этимъ въ задней части зачатка происходитъ выдѣленiе боковаго и внутренностнаго нерва (*ramus lateralis* и *intestinalis*).

6) Упомянутый выше общiй переднiй корень зачатка имѣетъ отношенiе предпочтительно къ системѣ боковаго нерва, который во всей группѣ блуждающаго нерва играетъ специальную, такъ сказать, объединяющую роль. Начинаясь въ мозгу ближе всего къ группѣ лицеваго нерва, за ушнымъ пузыремъ онъ опускается въ жаберную область и на пути отдаетъ пучки волоконъ какъ въ языкоглоточный нервъ, такъ и въ жаберныя вѣтви блуждающаго; пучки эти идутъ на образованiе наджаберныхъ вѣточекъ, вступающихъ въ связь съ отдѣлами эпидермическаго жабернаго утолщенiя, изъ которыхъ потомъ образуются органы боковой линiи. Послѣдняя изъ такихъ наджаберныхъ вѣточекъ получаетъ особенно сильное развитiе и образуетъ собственно боковой нервъ.

7) Въ дальнѣйшемъ развитiи происходитъ компенсацiя производныхъ группы *vagi* въ центральномъ отдѣлѣ и болѣе рѣзкое обособленiе периферическихъ вѣтвей: языкоглоточнаго нерва, четырехъ жаберныхъ блуждающаго, независимо отъ нихъ внутренностной вѣтви (*ramus intestinalis*) и собственно боковаго нерва (*r. lateralis*).

Этими выводами мы пока и ограничимся, такъ какъ они то главнымъ образомъ и имѣлись въ виду.

Сравнивая полученные нами результаты относительно дифференцировки группы блуждающаго нерва съ данными Бальфура и Ванъ-Вейе, мы можемъ сдѣлать слѣдующiя замѣчанiя.

Бальфуръ (1; 47) связываетъ производныя этой группы двумя комиссурами, изъ которыхъ верхняя является общей и для спинныхъ нервовъ, такъ какъ происходитъ изъ нервной

полоски, а нижняя продолжается въ *ramus intestinalis* и даетъ начало боковому нерву.

Первая изъ нихъ представляетъ чисто эмбріональное образованіе и въ позднѣйшемъ развитіи пропадаетъ; какъ комиссура, состоящая изъ нервныхъ волоконъ, она не существуетъ. Что же касается нижней, то въ смыслѣ Бальфура она также не можетъ быть признана. Однакоже система боковаго нерва въ томъ видѣ, какъ она представлена нами, можетъ быть принята за образованіе, ей аналогичное, при чемъ *ramus intestinalis* долженъ быть сочтенъ скорѣе за заднюю жаберную вѣтвь (безъ соотвѣтствующей жаберной дуги), чѣмъ за производное этой комиссуры.

Ванъ-Вейе (15) имѣлъ дѣло не съ самыми ранними стадіями развитія блуждающаго нерва. Четвертая жаберная вѣтвь существуетъ, подобно тремъ первымъ, самостоятельно, отличаясь отъ нихъ лишь меньшимъ развитіемъ, и *ramus intestinalis* образуется за нею и независимо отъ нея. Образованіе, которое Ванъ-Вейе принялъ за четвертую жаберную вѣтвь, и изъ котораго онъ производитъ *r. intestinalis,* представляя заднюю часть *vagi*, заключаетъ въ себѣ оба названные нерва еще не расчлененными. Система спинныхъ вѣтвей въ смыслѣ Ванъ-Вейе является полнѣе, чѣмъ она описана этимъ авторомъ; она представлена нервами, которые выше описывались подъ названіемъ наджаберныхъ вѣточекъ.

Такъ какъ такія вѣточки первоначально могутъ быть отдѣльно указаны для языкоглоточнаго нерва и трехъ первыхъ жаберныхъ вѣтвей блуждающаго, то собственно боковой нервъ соотвѣтствуетъ только четвертой жаберной вѣтви и, можетъ быть, внутренностной (*r. intestinalis*).

За группой блуждающаго нерва слѣдуетъ группа спинныхъ нервовъ, но мы оставляемъ её въ сторонѣ, такъ какъ здѣсь она для насъ представляетъ второстепенный интересъ, и кромѣ того развитіе ея разработано наиболѣе тщательно.

V.

Характеръ гистологическаго развитія периферической нервной системы.

Въ предшествовавшемъ изложеніи мы имѣли въ виду болѣе морфологическую сторону происхожденія нервныхъ группъ и ихъ расчлененія, не останавливаясь въ образованіи гангліевъ, нервныхъ корешковъ и периферическихъ нервовъ на гистологическихъ подробностяхъ, къ которымъ теперь, по принятому плану, намъ слѣдовало бы перейти; но объемъ, который принимаетъ настоящее сочиненіе, заставляетъ насъ въ вопросѣ о гистогенезѣ периферической нервной системы ограничиться общими замѣчаніями, необходимыми для того, чтобы установить здѣсь исходную точку зрѣнія.

Выше я высказался совершенно опредѣленно въ томъ смыслѣ, что нѣтъ достаточнаго основанія разсматривать общій зачатокъ периферической нервной системы, какъ гангліозное образованіе. Подобно тому, какъ нервная трубка, состоя сначала исключительно изъ эмбріональныхъ клѣтокъ и будучи однородной, получаетъ впослѣдствіи разнородный составъ изъ нервныхъ клѣтокъ и волоконъ (кромѣ нейрогліи), такъ и этотъ зачатокъ, состоя первоначально только изъ однородныхъ элементовъ, даетъ потомъ начало и гангліямъ, и нервамъ.

Замѣчательно, что почти до послѣднихъ, изученныхъ нами, стадій производныя общаго зачатка периферической нервной системы обнаруживаютъ исключительно клѣточный составъ; это можно сказать какъ относительно будущихъ гангліевъ, такъ и нервныхъ вѣтвей. Послѣднія сравнительно поздно принимаютъ характеръ нервовъ, при чемъ въ нихъ появляется волокнистость, и клѣтки, входящія въ составъ ихъ, дѣлаются изъ неправильныхъ вытянутыми, что особенно замѣтно обнаруживается на ихъ ядрахъ. Послѣднія лежатъ значительно рѣже и въ расположеніи своемъ слѣдуютъ за волокнами.

Что касается происхожденія волоконъ, то, на основаніи многочисленныхъ наблюденій, я держусь того мнѣнія, что они выростаютъ изъ нервныхъ клѣтокъ центральной нервной сис-

темы или гангліевъ. Изъ каждаго отдѣла общаго зачатка периферической нервной системы только часть клѣтокъ идетъ на образованіе гангліевъ, изъ которыхъ въ большинствѣ случаевъ происходятъ и периферическія вѣтви, и корни.

Что же дѣлается съ остальными клѣтками зачатка? Это вопросъ пока темный, и я предполагаю, что онѣ идутъ на образованіе нервныхъ футляровъ, въ гангліяхъ образуя нѣчто въ родѣ нейрогліи (капсулы), а въ нервахъ главнымъ образомъ шванновскую оболочку. Въ послѣднемъ случаѣ, прилегая тѣсно къ растущимъ впередъ волокнамъ, клѣтки эти производятъ картины, которыя дали поводъ къ заключеніямъ, что сами нервныя волокна образуются на счетъ этихъ клѣтокъ и поэтому впослѣдствіи обнаруживаютъ клѣточный составъ.

Корни нервовъ, въ составъ которыхъ входятъ гангліи, образуются или исключительно, или въ значительной степени на счетъ этихъ послѣднихъ путемъ выростанія изъ нихъ и позднѣйшаго соединенія съ центральной нервной системой. Это обстоятельство однакожъ не исключаетъ возможности выростанія отдѣльныхъ волоконъ въ корни изъ центральной нервной системы, что и имѣетъ мѣсто въ черепныхъ нервахъ.

Основы этого ученія въ теченіи нѣсколькихъ уже лѣтъ настойчиво разрабатываются Гисомъ и суммированы имъ въ вышецитированныхъ рефератахъ (14; 38). Къ выводамъ его относительно селахій вмѣстѣ съ Дорномъ (16) присоединяемся и мы[1]).

---

[1]) Въ послѣднихъ статьяхъ (63; 72), которыя стали мнѣ доступными, когда рукопись была уже приготовлена для печати, Дорнъ существенно уклоняется отъ нашего представленія, принимая выхожденіе въ нервы изъ мозга гангліозныхъ элементовъ, участіе эктодерма въ образованіи чувствительныхъ нервовъ помимо мозга и гангліозной полоски, многоклѣточный составъ нерва и т. п. Не вхожу здѣсь въ разборъ этихъ взглядовъ, которые высказывались не разъ и прежде (Гетте, Бальфуръ), такъ какъ это потребовало бы много времени и мѣста, а укажу только, что рядомъ съ небезъинтересными новыми данными (образованіе шванновской оболочки, симпатическихъ гангліевъ) изслѣдованіе Дорна лишено желаемой степени убѣдительности въ окончательныхъ выводахъ.

Такимъ образомъ въ вопросѣ о гистологическомъ развитіи периферической нервной системы мы должны имѣть въ виду слѣдующія соображенія:

1. Общій зачатокъ ея, происходя отъ центральной, съ первыхъ же моментовъ своего появленія расчленяется на отдѣльныя группы въ вышеуказанномъ порядкѣ. При расчлененіи этомъ между отдѣльными группами, равно какъ и ихъ производными, могутъ оставаться участки однороднаго первоначально зачатка. Участки эти составляютъ клѣточные островки, на которые выше были сдѣланы указанія въ областяхъ группъ лицеваго и блуждающаго нервовъ, и о которыхъ упоминаетъ Доринъ между спинными узлами (16; S. 58). Относительно ихъ онъ здѣсь совершенно справедливо замѣчаетъ, что они подвергаются постепенной атрофіи и представляютъ единственныя клѣтки гангліозной полоски, которыя не идутъ на образованіе гангліевъ, тогда какъ подобные же островки вблизи черепныхъ нервовъ онъ считаетъ за рудиментарные гангліи (17; S. 354).

2. Отдѣльныя нервныя группы всей своей массой не представляютъ зачатковъ гангліевъ. Состоя пока исключительно изъ клѣтокъ, онѣ разростаются и постепенно выдѣляютъ изъ себя будущія свои составныя части. Передъ этимъ онѣ теряютъ свою первоначальную связь съ мозговой трубкой и соединяются съ нею вновь съ образованіемъ гангліевъ и развитіемъ нервныхъ волоконъ. Въ самихъ группахъ оба послѣдніе процесса идутъ одновременно: о гангліѣ становится возможнымъ говорить лишь тогда, когда доступны наблюденію волокна. Первоначальныя очертанія ганглія въ однородной клѣточной массѣ зачатка неопредѣленны; они становятся яснѣе, когда клѣтки ихъ принимаютъ спеціальный характеръ (крупное ядро, ярко красящееся тѣло), и когда получаютъ свое развитіе периферическія вѣтви.

3. Образованіе корней черепныхъ нервовъ сложно. По

Причиной этого, можетъ быть, была односторонность въ методикѣ изслѣдованія, которая обусловливаетъ также извѣстную степень схематизаціи въ многочисленныхъ его рисункахъ.

Дорну (16; S. 57) сначала вступаютъ въ гангліи двигательныя волокна изъ мозга и лежатъ на ихъ внутренней сторонѣ. Согласно нашимъ наблюденіямъ волокна *n. oculomotorii* сначала поступаютъ изъ ганглія въ мозгъ. Корни долгое время сохраняютъ клѣточный характеръ.

4. Периферическія нервныя вѣтви являются пучками волоконъ, постепенно выростающихъ или прямо изъ мозга, или же изъ гангліевъ. Наши прежнія гистологическія изслѣдованія даютъ этому полное подтвержденіе (49—52). Такъ совершается ростъ ихъ съ перваго момента появленія и до образованія послѣднихъ конечныхъ развѣтвленій.

VI.

Значеніе производныхъ нервныхъ группъ и метамерія черепныхъ нервовъ.

Въ настоящей главѣ мы имѣемъ въ виду сдѣлать краткій обзоръ добытыхъ нами и выше изложенныхъ результатовъ относительно развитія черепныхъ нервовъ и коснуться столь разносторонне теперь разрабатываемаго ихъ метамернаго значенія.

Что касается *передней нервной группы*, то наши наблюденія пока не даютъ основанія сдѣлать относительно ея какое либо положительное заключеніе.

У скатовъ она носитъ очень рудиментарный характеръ: рано появляется и рано исчезаетъ, не достигая до развитія въ самостоятельный нервъ. Лучше представлена она у *Acanthias vulgaris* въ 6—10 mm, гдѣ наблюдается въ видѣ клѣточнаго шнура отъ границы передняго и средняго мозга къ глазному пузырю. По характеру своему здѣсь передняя группа въ это время очень напоминаетъ передній корень *trigemini*; но тогда какъ въ связи съ этимъ послѣднимъ развивается *trochlearis*, она въ дальнѣйшемъ развитіи исчезаетъ безслѣдно. Такъ по крайней мѣрѣ говорятъ изслѣдованія, сдѣланныя до сихъ поръ.

Мнѣніе Дорна (17) объ этомъ отдѣлѣ имѣетъ мало цѣ-

ны, такъ какъ онъ подъ переднимъ гангліемъ подразумѣвалъ различныя образованія. Больше заслуживаетъ вниманія толкованіе Плэтъ (41), которая въ области нашей передней нервной группы описываетъ и изображаетъ *два* эмбріональныхъ нерва: первичный *olfactorius* и *thalamicus*, названный такъ по его началу между mesencephalon и thalamencephalon и считаемый авторомъ за первичный или спинной корень *oculomotorii*. Такъ какъ дѣло идетъ здѣсь о самомъ переднемъ концѣ зачатка периферической нервной системы, то относительно образованія *n. olfactorii* Плэтъ возвращается къ извѣстному въ литературѣ взгляду Маршалла (6). Мое мнѣніе объ этомъ предметѣ таково, что для утвержденія миссъ Плэтъ пока нѣтъ достаточныхъ основаній, такъ какъ *olfactorius* развивается позже и, какъ я полагаю несогласно съ Гисомъ (53) и Дорномъ (17), независимо отъ эпителія носовой ямки. Тѣмъ не менѣе въ изложеніи ея, мнѣ кажется, кроются весьма вѣскіе факты, подтвержденіе которыхъ дастъ возможность представить развитіе обонятельнаго нерва въ дѣйствительномъ свѣтѣ и объяснить фактическую сторону изслѣдованія Гиса съ другой точки зрѣнія.

Выше, говоря о томъ, что передняя нервная группа въ позднѣйшемъ развитіи пропадаетъ безслѣдно, мы имѣли въ виду исключительно центральный отдѣлъ ея. Въ описаніи этой группы мы представили периферическое распространеніе ея очень ограниченнымъ (такъ заставляли насъ высказаться наши немногочисленные по этому предмету препараты), но тогда же мы указали на связь съ глазнымъ выростомъ *trigemini*, объясняя её, какъ явленіе вторичное. Плэтъ также наблюдала эту связь, на основаніи чего она и относитъ *g. ciliare* къ нерву, названному ею *thalamicus*. Гдѣ совершается связь передней группы съ зачаткомъ группы тройничнаго нерва, мы тогда не опредѣляли, но мнѣ кажется, что её можно было бы отмѣтить, если бы принять, что глазной отростокъ *trigemini* простирается первоначально до задняго края глаза, а выше лежащую клѣточную массу, занимающую сверху пространство между глазными выступами и мозгомъ, признать принадлежащей

переднему нервному отдѣлу. Выше, вмѣстѣ съ другими изслѣдователями, мы относили эту массу къ системѣ первичнаго *ophthalmici profundi*, такъ какъ она непрерывно прилегаетъ къ зачатку *g. ciliare.* Позже здѣсь дѣйствительно проходитъ названный нервъ, но первоначально можно бы приписать этимъ клѣткамъ и другую роль. Въ самомъ дѣлѣ, первичный *g. ciliare* болѣе точно опредѣляется прилеганіемъ его къ эпидерму. Кучка клѣтокъ, его составляющихъ, по характеру группировки видимо находится въ связи съ зачаткомъ тройничнаго нерва, тогда какъ болѣе рыхлые элементы, прилегающіе къ ней сверху и спереди, стоятъ въ прямой связи съ передней группой. Если это такъ, то при атрофіи центральнаго отдѣла ея периферическій остается, какъ самостоятельное образованіе. Этотъ отдѣлъ ея и представляетъ вся клѣточная группа, сверху занимающая пространство между глазными пузырями и мозгомъ и тянущаяся впередъ до носовой области. Въ послѣдней вплоть до образованія носовой ямки элементы ея остаются и въ такомъ случаѣ, весьма вѣроятно, даютъ образовательный матеріалъ для обонятельнаго ганглія (*olfactorius ganglion* Гиса). Такое толкованіе данныхъ Плэтъ можно бы признать весьма близкимъ къ истинѣ; оно вмѣстѣ съ тѣмъ опредѣлило бы значеніе передней нервной группы, которую въ такомъ случаѣ можно бы назвать группой обонятельнаго нерва.

Относительно *thalamicus* толкованіе ея очень заманчиво, но я не могу съ ней согласиться въ томъ, что *g. ciliare* принадлежитъ этому нерву, самостоятельное существованіе котораго когда либо вообще подлежитъ сомнѣнію. Позднее развитіе *n. oculomotorii* въ зависимости отъ *g. ciliare* и способъ его образованія не позволяютъ *thalamicus* считать его спиннымъ корнемъ.

Согласно вышеприведенному расчлененію *группы тройничнаго нерва*, изъ нея происходятъ: *trigeminus* (съ *ramus ophthalmicus profundus*), *oculomotorius* и *trochlearis*.

Въ противуположность Ванъ-Вейе я не считаю возможнымъ выдѣлить *ophthalmicus profundus* въ особый нервъ,

а разсматриваю его, какъ вѣтвь тройничнаго; въ пользу такого взгляда говоритъ и развитіе его, и ходъ поступающихъ въ него нервныхъ волоконъ. По Ванъ-Вейе ему принадлежитъ передній пучекъ корня *trigemini*; мы видѣли, что изъ этого пучка волокна поступаютъ и въ *ramus mandibularis*, и въ *ramus maxillaris*, тогда какъ *ophthalmicus profundus* получаетъ ихъ преимущественно изъ задняго пучка (Табл. V, *fig.* 29). Такимъ образомъ онъ является такой же составной частью *trigemini*, какъ и челюстныя вѣтви. Равнымъ образомъ нельзя согласиться съ названнымъ авторомъ относительно разнородности происхожденія челюстныхъ вѣтвей. *Ramus maxillaris* очевидно долженъ имѣть то же первичное морфологическое значеніе, что и *ramus mandibularis*, такъ какъ онъ является частью послѣдняго и никакого отношенія къ *portio trigemini ophthalmici superficialis* не имѣетъ; послѣдняя развивается позже надъ *ophthalmicus profundus*. Что касается глазодвигательнаго и блоковаго нервовъ, то могутъ еще быть разногласія относительно частностей развитія ихъ, но родство ихъ съ производными группы тройничнаго нерва не подлежитъ сомнѣнію.

Вмѣстѣ съ тѣмъ участіе въ образованіи ихъ центробѣжныхъ и центростремительныхъ волоконъ говоритъ за то, что первоначальное ихъ значеніе отличается отъ пріобрѣтеннаго впослѣдствіи, и что во всякомъ случаѣ они не могутъ быть разсматриваемы, какъ брюшные корни черепныхъ нервовъ въ общепринятомъ смыслѣ.

Изъ сказаннаго слѣдуетъ, что три производныхъ группы тройничнаго нерва: *trigeminus*, *oculomotorius* и *trochlearis* принципіально должны имѣть одинаковое морфологическое значеніе. Видимая разница между ними въ развитомъ состояніи зависитъ отъ степени позднѣйшей дифференцировки каждаго изъ нихъ. Несмотря на разновременность ихъ образованія, въ появленіи ихъ наблюдается нѣкоторое сходство: общій зачатокъ группы *trigemini* выдѣляетъ изъ себя гангліи: *g. Gasseri*, *trochlearis* (остатокъ передняго корня) и *oculomotorii* (въ зависимости отъ *g. ciliare*); каждый изъ этихъ гангліевъ центростремитель-

ными волокнами связуется съ мозгомъ, и каждый изъ названныхъ нервовъ получаетъ двигательныя волокна изъ мозга. Дальше судьба ихъ становится различной: *trigeminus* развиваетъ въ себѣ предпочтительно чувствительные элементы, и только *r. mandibularis* получаетъ характеръ двигательнаго нерва; въ *oculomotorius* и *trochlearis* на оборотъ —чувствительныя волокна со временемъ редуцаруются, и развиваются на мѣсто ихъ двигательныя.

Такимъ образомъ группа тройничнаго нерва можетъ занимать область трехъ сегментовъ. Но можетъ быть каждый изъ названныхъ нервовъ соотвѣтствуетъ комплексу слившихся метамерныхъ образованій. Для *trigeminus* такое предположеніе очень соблазнительно. Въ виду того что *r. ophthalmicus profundus* развиваетъ самостоятельный *g. ciliare*, подобно тому какъ главный стволъ *trigemini* образуетъ *g. Gasseri*, можно счесть его состоящимъ *minimum* изъ двухъ сегментальныхъ нервовъ, какъ это и принимается въ большинствѣ случаевъ.

Но способъ образованія *ophthalmici profundi* и судьба, которую претерпѣваетъ *g. ciliare*, вынуждаютъ отнестись къ такому заключенію съ осторожностію. Несмотря на обширную литературу, генетическія отношенія между *g. Gasseri*, *g. ciliare (mesocephalicum)* и *ophthalmicus profundus* должны быть изучены снова; между тѣмъ поступленіе въ *ophthalmicus profundus* волоконъ изъ задняго пучка корня *trigemini* говоритъ за принадлежность его къ этому нерву. Что касается до *n. oculomotorius* и *n. trochlearis*, то способъ образованія ихъ ни мало не говоритъ въ пользу того, чтобъ въ составъ ихъ входило по нѣскольку нервовъ; многочисленные корешки болѣе развитаго *oculomotorii* скорѣе могутъ быть разсматриваемы, какъ результатъ роста той части мозга, откуда они исходятъ.

Наши заключенія относительно характера группы тройничнаго нерва не согласны съ выводами Плэтъ, которыя вообще заслуживали бы большаго вниманія, если бы фактическая сторона ея изслѣдованія была болѣе доказана. Раньше мы указывали уже, что нѣтъ основаній признать ея *thalamicus*, который она склонна считать за спинной корень *oculomotorii*;

eo ipso не можетъ ему принадлежать и *g. ciliare*. Мнѣніе ея, что *ophthalmicus profundus* имѣетъ первоначально характеръ комиссуры, бездоказательно и представляетъ развитіе извѣстной идеи Маршалла, вліяніе котораго вообще сказывается въ ея изслѣдованіяхъ.

Въ концѣ концовъ напрашивается заключеніе, что III, IV и V пары черепныхъ нервовъ у селахій представляютъ одну нервную группу: это вытекаетъ и изъ первоначальной ея закладки и изъ позднѣйшаго расчлененія. Подобный взглядъ уже давно былъ высказанъ Гегенбауромъ (54; S. 290).

Изъ *группы лицеваго нерва* происходятъ: собственно *facialis* (*ramus hyoideus*), *acusticus*, *ramus ophthalmicus superficialis* (*portio facialis*) и *ramus buccalis;* всѣ они находятся въ тѣсныхъ генетическихъ отношеніяхъ другъ съ другомъ. *Ophthalmicus superficialis* связуется съ *ramus buccalis*, такъ что Ванъ-Вейе разсматриваетъ ихъ, какъ вѣтви одного нерва. *R. buccalis*, какъ указано выше, образуется раньше и въ свою очередь при появленіи тѣсно связанъ съ *ramus hyoideus*. Этотъ нервъ даетъ отъ себя *ramus mandibularis externus*, который подобно *ramus buccalis* и *portio facialis ophthalmici superficialis* иннервируетъ боковые органы головы, въ силу чего *ramus hyoideus* сначала содержитъ и чувствительныя волокна. *Acusticus*, являясь также чувствительнымъ, въ первомъ появленіи очень тѣсно связанъ съ *facialis*. Слуховая ямка, какъ мы указывали раньше (56), и какъ будетъ развито впослѣдствіи, находится въ тѣсномъ родствѣ съ первичными боковыми органами, почему *acusticus* съ полнымъ правомъ можетъ быть поставленъ въ одинъ рядъ съ прочими чувствительными вѣтвями изъ группы *facialis*. Такимъ образомъ эта группа, давая большое развитіе чувствительнымъ элементамъ, двигательныя волокна сохраняетъ только въ *ramus hyoideus*.

Послѣдовательное развитіе чувствительныхъ нервовъ группы *facialis* въ зависимости отъ главнаго ствола, въ которомъ позже опредѣлится *ramus hyoideus*, ихъ специфическое отношеніе къ органамъ боковой линіи (или къ родственной имъ слуховой ямкѣ) приводитъ къ заключенію, что вся группа пред-

ставляетъ своеобразное развитіе *одного* первичнаго нерва. Этимъ заключеніемъ мы приближаемся къ выводамъ Гегенбаура (57; S. 55—58) и становимся въ оппозицію къ теоретическимъ обобщеніямъ Дорна (17; S. 357—361).

Группа *блуждающаго нерва*, какъ показано выше, заключаетъ въ себѣ: *n. glossopharyngeus*, четыре жаберныхъ вѣтви *n. vagi*, *ramus intestinalis* и систему *rami lateralis*. Въ происхожденіи этихъ нервовъ, кромѣ боковаго, наблюдается много общаго, и всѣ они, даже включая *r. intestinalis*, могутъ быть разсматриваемы, какъ образованія гомологичныя. На основаніи этого можно считать, что въ названную группу вошло minimum шесть метамерныхъ образованій. Что же касается боковаго нерва, то выше, выдѣляя наджаберныя вѣточки въ его систему, я указывалъ уже на возможное генетическое родство его съ чувствительными элементами первичнаго лицеваго нерва, въ силу чего относительно группы блуждающаго нерва онъ является пришлымъ образованіемъ. Въ пользу такого воззрѣнія говоритъ продолжительная эмбріональная связь между группами лицеваго и блуждающаго нервовъ; существованіе затѣмъ между ними рудиментарныхъ образованій (гангліевъ по Дорну), указывающихъ на эту связь впослѣдствіи; положеніе передняго корня *n. vagi*, который предпочтительно принадлежитъ *r. lateralis;* однородный характеръ остальныхъ производныхъ группы *vagi;* наконецъ, иннервація боковыхъ органовъ и редукція чувствительныхъ вѣтвей *facialis* и боковаго нерва у животныхъ, ведущихъ наземный образъ жизни [1]).

Если предполагаемое родство *r. lateralis* съ *n. facialis* когда либо существовало, является вопросъ, принадлежалъ ли боковой нервъ къ группѣ лицеваго, какъ часть ея, или же система его составляла самостоятельное метамерное образованіе? Второе предположеніе является благопріятнымъ для гипотезъ

---

[1]) Выше (стр. 107) у *Acanthias vulgaris* 27 mm было указано, что *ramus buccalis* даетъ отъ себя вѣтвь къ участку боковыхъ органовъ впереди слуховаго пузыря. Вѣтвь эта (*ramus oticus*) по положенію соотвѣтствуетъ наджабернымъ вѣточкамъ группы блуждающаго нерва, чѣмъ еще больше доказывается родство системы боковаго нерва съ лицевымъ.

Дорна и другихъ, но въ пользу его столько же данныхъ, сколько и за первое. Такъ или иначе обстоитъ дѣло съ этой стороны, воззрѣніе наше на боковой нервъ совершенно выдѣляетъ остальныя производныя *vagi*, относительно которыхъ теперь очень легко напрашивается гомологія съ задними корешками спинныхъ нервовъ.

Въ самомъ дѣлѣ, припомнимъ, что ганглiозная полоска авторовъ въ области блуждающаго нерва и первыхъ спинныхъ не только составляетъ одно цѣлое въ первоначальномъ развитіи, но долго остается въ видѣ комиссуры между ними. Развитіе жаберной области вызываетъ сближеніе корней группы *vagi* и относительное перемѣщеніе ихъ впередъ, въ силу чего и метамерное ихъ расположеніе нарушается; но на него остаются указанія въ задней части комиссуры въ видѣ недоразвившихся спинныхъ гангліевъ (Фрорипъ, 58; Остроумовъ, 59).

Провести полную параллель между спинными нервами и вѣтвями группы *n. vagi* препятствуетъ пока спорный вопросъ о переднихъ корешкахъ послѣдняго; но, какъ можно заключить изъ вышесказаннаго, нѣтъ серьезныхъ возраженій противъ того, чтобы гомологизировать *n. glossopharyngeus* и жаберныя вѣтви *vagi* въ первичномъ ихъ видѣ съ задними корешками спинномозговыхъ нервовъ. Если признать, что соотвѣтствующіе передніе корешки не развились въ группѣ *vagi* въ силу вторичныхъ условій,—на что есть указаніе въ болѣе слабомъ развитіи корней *n. hypoglossi* и первыхъ спинныхъ нервовъ,—то естественнымъ является заключеніе, что группа *vagi* и спинномозговые нервы представляли первоначально одно цѣлое.

Ни въ одной изъ нервныхъ группъ головы характеръ спинныхъ нервовъ не выразился въ такой степени, какъ въ группѣ блуждающаго нерва.

Если общимъ для всѣхъ нервныхъ группъ является происхожденіе ихъ изъ одного общаго зачатка (ганглiозной полоски), то развитіе каждой изъ нихъ является самостоятель-

нымъ, и каждая изъ нихъ, какъ въ морфологическомъ, такъ и физіологическомъ отношеніяхъ пріобрѣтаетъ свой спеціальный характеръ. Относительно передней нервной группы, въ виду ея временнаго существованія, пока сказать нечего. Если же она имѣетъ отношеніе къ образованію обонятельнаго ганглія, то роль ея—ограничена, но совершенно опредѣленна.

Група тройничнаго нерва представляетъ первоначально чувствительный характеръ по преимуществу, и лишь потомъ два ея производныхъ, *oculomotorius* и *trochlearis*, утрачивая чувствительные элементы, дѣлаются двигательными нервами. Способъ ихъ образованія однако не позволяетъ приравнять ихъ спинномозговымъ нервамъ, а скорѣе ставитъ ихъ въ одинъ рядъ съ тройничнымъ нервомъ, который, въ противуположность имъ, развиваетъ предпочтительно чувствительныя вѣтви. Характеръ послѣднихъ таковъ, что онѣ не связываются первоначально ни съ какими имъ спеціально принадлежащими органами чувствъ, что составляетъ совершенную противуположность съ группой лицеваго нерва (включая сюда и систему боковаго нерва), чувствительныя вѣтви которой съ перваго же момента ихъ обособленія вступаютъ въ связь съ боковыми органами.

Языкоглоточный нервъ и жаберныя вѣтви блуждающаго, представляя въ первоначальномъ видѣ близкую параллель съ задними корешками спинномозговыхъ нервовъ, отличаются существенно отъ нихъ, вступая въ связь съ жаберными органами чувствъ [1]).

При этомъ разнообразіи есть между отдѣльными группами и черты сходства; такъ тройничный и лицевой нервы выдѣляютъ только по одной двигательной вѣтви: *r. mandibularis* и *r. hyoideus;* послѣдній вступаетъ въ связь съ жабернымъ органомъ, подобно вѣтвямъ группы *vagi*, и т. д. Наши свѣдѣнія

---

[1]) Терминъ этотъ, какъ показано будетъ въ слѣдующей главѣ, имѣетъ значеніе отличное отъ того, которое приписалъ ему **Бирдъ** (60).

пока не въ состоянiи дать удовлетворительнаго объясненiя этимъ и многимъ другимъ фактамъ изъ той же области; мы не можемъ съ помощiю ихъ выяснить вполнѣ значенiе черепныхъ нервовъ, но общее впечатлѣнiе, которое выносимъ мы изъ представленныхъ выше фактовъ и соображенiй таково, что, исключая группы блуждающаго нерва, представляющаго несомнѣнный комплексъ однородныхъ метамерныхъ образованiй, прочiе нервы или обнаруживаютъ подобный составъ очень сомнительно, или совсѣмъ его не обнаруживаютъ.

Общее развитiе головнаго отдѣла (постепенность расчлененiя и осложненiя центральной нервной системы, образованiе головнаго мезодерма, развитiе черепа и т. п.) обнаруживаетъ свой характеръ, отличающiй его отъ туловища. Представляя первоначально, быть можетъ, одинъ съ нимъ составъ, въ позднѣйшемъ развитiи голова прiобрѣла свои особенности, какъ вторичное явленiе, и однородныя составныя части ея, диффеperenцируясь самостоятельно, утратили первоначальную простоту. Изученiе нервовъ, повидимому, даетъ основанiе такому заключенiю. Въ силу этого и *trigeminus*, и *facialis* при всей своей сложности могутъ быть приняты за простыя метамерныя образованiя, отдѣльныя части которыхъ получили большое развитiе. Число первичныхъ нервовъ въ головѣ является такимъ образомъ очень ограниченнымъ.

Высказывая этотъ взглядъ, я не имѣю претензiи рѣшать дѣла по существу; я хотѣлъ бы только въ сложномъ и запутанномъ вопросѣ о генезисѣ головы позвоночныхъ дать право гражданства другой исходной точкѣ зрѣнiя, чѣмъ та, которая преобладаетъ у большинства современныхъ изслѣдователей, во главѣ которыхъ можетъ быть поставленъ Дорнъ. Можетъ быть, было бы не менѣе плодотворно въ этомъ вопросѣ опредѣлять способы осложненiя головной организацiи, чѣмъ во что бы то ни стало искать указанiй на полимерный составъ ея и считать задачу тѣмъ болѣе близкой къ рѣшенiю, чѣмъ большее число метамерныхъ образованiй въ головѣ будетъ указано.

Въ нашемъ обзорѣ черепныхъ нервовъ мы оставили въ сторонѣ *n. abducens* и *n. hypoglossus*, такъ какъ оба они, будучи двигательными нервами съ перваго момента ихъ появленія, имѣютъ мало общаго съ прочими черепными нервами. Первый, такимъ образомъ, выдѣляется изъ группы нервовъ глазныхъ мышцъ, а второй естественнѣе изучать вмѣстѣ съ спинномозговыми нервами.

ЧАСТЬ ТРЕТЬЯ.

Развитіе органовъ боковой линіи.

Въ вопросѣ о постепенномъ развитіи организаціи позвоночныхъ можно имѣть въ виду два исходныхъ пункта. Предполагая, съ одной стороны, происхожденіе позвоночныхъ отъ какой нибудь группы безпозвоночныхъ, естественно видѣть въ органахъ ихъ измѣненіе или дальнѣйшее развитіе органовъ ихъ прародителей. Съ другой стороны, рѣзко бросающаяся въ глаза самобытность развитія и построенія тѣла позвоночныхъ, не отвергая прямо предъидущаго предположенія, заставляетъ думать, что по крайней мѣрѣ часть органовъ у нихъ получила самостоятельное развитіе. Въ вопросѣ о развитіи органовъ чувствъ позвоночныхъ болѣе плодотворнымъ, повидимому, обѣщаетъ быть второй взглядъ.

Въ самомъ дѣлѣ органы чувствъ, болѣе другихъ органовъ мѣняясь въ зависимости отъ функціональнаго назначенія, менѣе всего, повидимому, могутъ служить для опредѣленія генетическихъ отношеній отдѣльныхъ группъ животнаго царства. Въ предѣлахъ же одной группы осложненіе ихъ идетъ въ легко опредѣляемой послѣдовательности, и это прежде всего можно сказать о высшихъ органахъ чувствъ позвоночныхъ. При желаніи вывести эти послѣдніе изъ органовъ чувствъ безпозвоночныхъ приходится низводить организацію ихъ до простоты схемы, гдѣ имѣется только воспринимающая клѣтка въ связи съ

элементомъ нервной системы. Чаще это бываетъ эпителіальная клѣтка, которая сохраняетъ свой первичный характеръ до тѣхъ поръ, пока получаемыя ею раздраженія не специализируются въ какомъ либо одномъ направленіи; тогда и клѣтка соотвѣтственно роду раздраженія вырабатываетъ въ себѣ морфологическія особенности, отличающія её отъ простаго эпителія. Особенности эти состоятъ въ измѣненіи всей формы тѣла, въ пріобрѣтеніи на свободномъ концѣ спеціальнаго воспринимающаго аппарата (шипика, волоска, палочки и т. п.) и, наконецъ, въ приспособленіи для соединенія съ нервной системой.

Осложненія простѣйшей формы органовъ чувствъ, наблюдаемыя въ различныхъ животныхъ группахъ, могутъ быть разсматриваемы, какъ самостоятельно и независимо другъ отъ друга развившіяся.

Amphioxus въ накожныхъ покровахъ своихъ представляетъ примѣръ простѣйшихъ органовъ чувствъ, но у другихъ позвоночныхъ ни въ развитомъ состояніи, ни въ эмбріональномъ возрастѣ такъ просто устроенныхъ органовъ чувствъ не наблюдается.

Описанныя Кёлликеромъ въ эпидермѣ хвоста головастиковъ шипиковыя клѣтки, которымъ онъ приписывалъ роль органовъ чувствъ, какъ я имѣлъ возможность указать уже раньше (61), ничего общаго съ органами чувствъ не имѣютъ, а представляютъ не болѣе, какъ небольшія и своеобразно устроенныя железистыя клѣтки.

Если бы первичной формой органовъ чувствъ позвоночныхъ были отдѣльныя разбросанныя клѣтки, стоящія въ связи съ нервами, то, полагая, что въ дальнѣйшемъ развитіи эта простая форма утратилась и замѣнилась въ различныхъ отдѣлахъ тѣла *группами* воспринимающихъ клѣтокъ, можно бы все таки ожидать, что въ эмбріональномъ состояніи первичный характеръ гдѣ либо выразился. Въ дѣйствительности мы встрѣчаемся съ фактами противуположнаго свойства; какъ нервная система, такъ и органы чувствъ получаютъ свое первичное развитіе въ одной области, откуда идетъ ихъ дальнѣйшій ростъ и расчлененіе.

Развитіе нервной трубки показываетъ, что самой ранней по происхожденію будетъ передняя часть мозга; назадъ отъ нея постепенно выдѣляются и замыкаются остальные отдѣлы центральной нервной системы, а въ зависимости отъ послѣдней въ томъ же общемъ порядкѣ образуется и периферическая нервная система.

Въ переднемъ же отдѣлѣ головы, еще до развитія отдѣльныхъ органовъ, замѣчается общее утолщеніе эктодерма, изъ котораго должны получить начало эпидермическіе отдѣлы органовъ чувствъ головы и даже туловища. Дальнѣйшее ихъ развитіе и распространеніе въ областяхъ окончательнаго мѣстонахожденія совершается уже тогда, когда эктодермъ теряетъ свой эмбріональный характеръ и становится эпидермомъ. Эти процессы съ особенною ясностію наблюдаются при образованіи простѣйшихъ органовъ чувствъ позвоночныхъ, *органовъ боковой линіи*, развитіе которыхъ и составляетъ предметъ дальнѣйшаго изложенія [1]).

Что касается принятаго нами въ немъ порядка, то мы начнемъ съ *Cyclostomi*; въ основу будутъ положены наблюденія надъ селахіями; часть фактовъ взята изъ развитія костистыхъ рыбъ; наблюденія надъ амфибіями (прежнія и новыя) вмѣстѣ съ прочими дадутъ намъ право имѣть въ виду всю группу *Ichthyopsida*.

---

[1]) Работа о развитіи боковыхъ органовъ, задуманная еще въ 1886 г., частію въ опроверженіе появившагося тогда изслѣдованія Бирда (60) о „жаберныхъ органахъ чувствъ", встрѣченнаго съ многихъ сторонъ крайне сочувственно и даже взятаго Видерсгеймомъ во второмъ изданіи его учебника (62) въ основу изложенія главы о черепныхъ нервахъ, частію — для подтвержденія положеній, къ которымъ я раньше (51) пришелъ совершенно другимъ путемъ. Начата она была лѣтомъ 1887 г., во время пребыванія моего въ Росковѣ, гдѣ и собранъ былъ основной матеріалъ для этого изслѣдованія. Если первая изъ выше указанныхъ задачъ утратила теперь характеръ новизны и часть своего значенія,—такъ какъ изслѣдованія Бирда подверглись уже разносторонней критикѣ, — то вторая остается въ полной силѣ. Такимъ образомъ, развитіе органовъ боковой линіи, составляя въ настоящемъ сочиненіи третью часть, по времени разработки является первою.

I.

Cyclostomi.

Развитіе органовъ боковой линіи у *Cyclostomi* не было до сихъ поръ предметомъ спеціальнаго изслѣдованія, а потому и литературныя данныя по этому предмету далеко не обширны. Часто здѣсь приходится довольствоваться лишь косвенными указаніями.

Скоттъ (21; p. 285) находитъ, что эпидермическіе органы чувствъ (the serial sense organs) головы и боковой линіи происходятъ совершенно независимо отъ церебральныхъ нервовъ и позже ихъ. Прежде всего онъ замѣтилъ органъ въ единственномъ числѣ на верхней губѣ у личинки около 7 mm длиной. Способъ его образованія очень простъ: маленькая группа клѣтокъ эпибласта начинаетъ рости въ вертикальномъ направленіи и, раздвигая окружающія клѣтки, достигаетъ поверхности. Дѣлаясь длиннѣе, клѣтки этой группы становятся тоньше, такъ что принимаютъ характеръ протоплазматическихъ стержней между подлежащей дермой мезобластическаго происхожденія и поверхностью, тогда какъ окружающій индифферентный эпибластъ состоитъ изъ нѣсколькихъ слоевъ болѣе или менѣе сплющенныхъ клѣтокъ. Вслѣдствіе незначительнаго обособленія индифферентныхъ клѣтокъ отъ чувствительной почки (sense bud) образуется ямка съ отверстіемъ, меньшимъ, чѣмъ внутренность, такъ какъ почка къ вершинѣ нѣсколько съужена. Органовъ въ другихъ частяхъ головы, равно какъ и туловища, Скоттъ не находилъ до болѣе позднихъ стадій.

Изъ описанія Скотта очевидно, что онъ имѣетъ дѣло съ органами, развитыми до извѣстной степени, а не съ первоначальной ихъ закладкой. По общему характеру изложенія можно заключить, что, согласно его представленію, отдѣльные органы образуются in loco, безъ всякой связи другъ съ другомъ, представляя процессъ чисто гистологической дифференцировки индифферентнаго эпителія. Нами уже прежде разбирался вопросъ о возможности такого возникновенія органовъ боковой линіи, и на амфибіяхъ (51) мы получили отрицатель-

ный результатъ; мы пришли тогда къ заключенію, что всѣ органы боковой линіи берутъ начало изъ одного общаго зачатка.

Изъ предварительнаго сообщенія Купфера (64) мы узнаемъ, что у эмбріоновъ миноги впереди и позади слуховой ямки эпидермъ является утолщеннымъ. Утолщенія эти авторъ ставитъ въ связь съ развитіемъ нервовъ, но объ отношеніи ихъ къ боковымъ органамъ не говоритъ. Подобные же намеки можно найти въ эпидермоидальномъ образованіи нервовъ (въ томъ числѣ боковаго) у Гётте (23). У Дорна (65; S. 269) мы встрѣчаемъ не вполнѣ ясное указаніе на зачатокъ органовъ боковой линіи въ существованіи эктодермическаго углубленія съ клѣтками спеціальнаго характера надъ *ramus recurrens facialis*, на уровнѣ ушнаго пузыря. Подобную же дифференцировку эктодермическихъ клѣтокъ наблюдалъ онъ и надъ *ramus lateralis* чрезъ правильные промежутки въ тѣхъ мѣстахъ, гдѣ *lateralis* находился подъ эктодермическими клѣтками или въ нихъ самихъ (l. c. S. 266). Такія условія наблюдаются на эмбріонахъ 11-ти—12-ти дневнаго возраста. Такъ какъ впослѣдствіи въ мѣстахъ указанной спеціальной дифференцировки эпидерма наблюдаются развитые нервные бугорки, то Дорнъ полагаетъ, что въ этихъ мѣстахъ онъ имѣлъ дѣло „mit einem Rest der alten Seitenlinie“ (l. c. S. 270).

Первые слѣды боковыхъ органовъ Дорнъ наблюдалъ на 8-й день послѣ выклевыванія, яснѣе чрезъ день, чрезъ два. На туловищѣ они, по его наблюденію, являются расположенными сегментально между міотомами. Въ головѣ (на 13-й день по выклевываніи), надъ каждой жаберной щелью въ сосѣдствѣ съ гангліями, въ эктодермѣ наблюдаются такія же клѣточныя розетки, которыя онъ считаетъ на туловищѣ за боковые органы. Въ передней части головы сходнымъ образомъ дифференцированный эктодермъ онъ наблюдалъ впередъ отъ глаза къ верхней губѣ надъ *nervus maxillaris cataneus*; равно какъ и выше, надъ *n. ophthalmicus superficialis*. На основаніи этихъ данныхъ Дорнъ совершенно справедливо полагаетъ, что представленные такимъ образомъ зачатки боковыхъ органовъ въ цѣломъ вполнѣ соотвѣтствуютъ тѣмъ отношеніямъ, кото-

рыя до того были указаны для селахій. Мы съ своей стороны здѣсь же можемъ подтвердить общую достовѣрность данныхъ Дорна, съ той лишь оговоркой, что она относится не къ самымъ раннимъ степенямъ ихъ закладки, а къ тому періоду развитія, когда первоначальный зачатокъ дифференцировался уже соотвѣтственно различнымъ отдѣламъ периферической нервной системы.

У Овсянникова (66) мы не имѣемъ прямыхъ данныхъ касательно боковыхъ органовъ, но мы находимъ у него драгоцѣнныя указанія относительно послѣдовательности развитія органовъ чувствъ у миноги. Прежде всего развивается органъ слуха (возрастъ 160 часовъ по оплодотвореніи); глазъ— въ возрастѣ 200—240 часовъ, затѣмъ уже появляется носовая ямка. Въ виду тѣсной генетической связи слуховой ямки съ органами боковой линіи, намъ не безъинтересно знать, что въ развитіи она занимаетъ первое мѣсто.

Въ такомъ положеніи было дѣло, когда мои личныя наблюденія надъ образованіемъ боковыхъ органовъ у *Cyclostomi* въ общихъ чертахъ были закончены и публикованы въ видѣ предварительнаго сообщенія (67). Существенный выводъ изъ нихъ тотъ, что по бокамъ головы наблюдается сначала общее эпидермическое жаберное утолщеніе, которое, по выдѣленіи слуховой ямки, спереди обособляется надъ вѣтвями *facialis*, а сзади надъ группой *vagi*. Оба указанныхъ утолщенія въ дальнѣйшемъ развитіи дадутъ начало боковымъ органамъ головы и туловища.

Уже послѣ этого сообщенія получилъ я подробное изслѣдованіе Купфера (22), въ которомъ онъ развиваетъ и дополняетъ факты, изложенные прежде коротко.

Если въ наблюденіяхъ Дорна, касающихся эмбріоновъ миноги, уже довольно развитыхъ, обнаружилось, что зачатки боковыхъ органовъ круглоротыхъ рыбъ въ общемъ вполнѣ соотвѣтствуютъ тѣмъ отношеніямъ, которыя до того были указаны для селахій, то въ фактахъ, сообщаемыхъ теперь Купферомъ, мы можемъ усмотрѣть полную картину расположе-

нія этихъ зачатковъ для болѣе раннихъ стадій развитія, или, лучше сказать, картину начальнаго ихъ возникновенія.

Въ третій періодъ развитія по Купферу имѣютъ начало интересующіе насъ процессы. Какъ видно изъ изложенія его на ff. 39 — 45, эпидермъ головы по бокамъ выдѣляется своей толщиной и главнымъ образомъ въ области *n. trigemini* и слуховой ямки, образуя въ первомъ мѣстѣ вдающійся въ подлежащую ткань двуслойный валикъ, а во второмъ—слуховое углубленіе, утолщеніе котораго постепенно переходитъ на жаберную область (f. 45). Купферъ, ставя образованіе этихъ утолщеній въ связь съ развитіемъ элементовъ нервной системы, подробно описываетъ ихъ лишь въ мѣстахъ соприкосновенія съ этими послѣдними, тогда какъ изъ изображеній его видно, что рѣзкихъ границъ они не имѣютъ и представляютъ постепенно выдѣляющіеся отдѣлы вообще утолщеннаго эктодерма по бокамъ головы (ff. 40, 45). Такого же характера утолщеніе, значеніе котораго Купферу не ясно, замѣчено и изображено имъ по бокамъ образующихся глазныхъ пузырей (ff. 39, 40). Въ области блуждающаго нерва эпидермическій валикъ появляется сначала спереди на уровнѣ спиннаго края мезодермы.

Утолщеніе позади глаза, надъ тройничнымъ нервомъ, связанное съ стѣнками слуховой ямки, утолщеніе жаберной области, равно какъ и надъ блуждающимъ нервомъ, представляютъ части одного общаго утолщенія, которое, по обособленіи слуховой ямки, выдѣляетъ головной, жаберный и впослѣдствіи собственно боковой отдѣлы боковыхъ органовъ.

Въ четвертый періодъ развитія намѣченная такимъ образомъ дифференцировка идетъ дальше, и описаніе Купфера вполнѣ соотвѣтствуетъ даваемому нами объясненію. Въ этотъ періодъ выдѣляется обонятельная пластинка. Эпидермическій валикъ тройничнаго нерва, углубляясь, снаружи обозначается щелью и тянется впередъ до глазной области. Въ тѣснѣйшей связи онъ находится со вторымъ гангліемъ *trigemini*. Эпидермъ къ брюшной сторонѣ отъ валика также оказывается утолщен-

нымъ (f. 50); по Купферу онъ принимаетъ участіе въ образованіи *rami maxillaris* (f. 51).

На разрѣзахъ, захватывающихъ первый жаберный мѣшокъ на всемъ протяженіи, наблюдается надъ нимъ эпидермическое утолщеніе, стоящее въ связи съ особой группой клѣтокъ (f. 53). Слуховая ямка, оставаясь еще въ связи съ эпидермомъ, превратилась уже въ слуховой пузырь, и только что упомянутое утолщеніе представляетъ дифференцированную часть жабернаго утолщенія. Задняя часть этого послѣдняго выдѣляется надъ вторымъ жабернымъ мѣшкомъ и группой блуждающаго нерва (ff. 55 — 57) въ видѣ рѣзко выраженнаго валика, который сверху себя имѣетъ слуховой пузырь и можетъ быть, какъ полагаетъ Купферъ, спереди стоитъ въ связи съ элементами *n. facialis*. Надъ третьей жаберной щелью, въ одномъ уровнѣ съ слуховымъ пузыремъ и вторымъ гангліемъ *trigemini*, утолщенный эпидермъ углубляется складкой, образуя снаружи щель, какъ надъ валикомъ тройничнаго нерва; процессъ этотъ по Купферу имѣетъ связь съ образованіемъ ганглія *vagi*.

Перехожу къ изложенію собственныхъ наблюденій, которыя имѣли въ виду лишь первоначальное возникновеніе боковыхъ органовъ миноги. Мною были изучены эмбріоны 1,5—5mm *Petromyzon Planeri* [1]) и 6—7mm *P. fluviatilis* [2]). Въ общемъ бывшія въ моемъ распоряженіи стадіи предшествуютъ тѣмъ, которыя въ интересующемъ насъ отношеніи были изслѣдованы прежними авторами.

Эмбріонъ *Pytromyzon Planeri* въ 1,5 mm, наиболѣе ранняя стадія изъ изученныхъ мною, по бокамъ головы представляетъ замѣтное утолщеніе эктодерма, которое надъ второй висцеральной дугой образуетъ углубленіе, составляющее начало слуховой ямки. Послѣдняя въ толщѣ стѣнокъ своихъ

---

[1]) Получены съ Неаполитанской Зоологической станціи.

[2]) Отъ проф. А. А. Тихомирова, который имѣлъ возможность консервировать ихъ въ С.-Петербургѣ изъ выводки академика Ф. В. Овсянникова.

и краевъ обнаруживаетъ тотъ же характеръ, какъ и утолщенный эпидермъ всей жаберной области (Табл. VI, *fig. 1—3*). Это жаберное утолщеніе простирается впередъ (*fig. 1*), назадъ (*fig. 3*) и книзу (*fig. 2*) отъ слуховой ямки. Утолщеній эпидерма надъ другими органами чувствъ мы здѣсь не наблюдаемъ, такъ какъ пока только глазные пузыри едва начали образоваться. У другого эмбріона тѣхъ же размѣровъ слуховая ямка оказалась замкнутой (Табл. VI, *fig. 4*), вслѣдствіе чего эпидермическое утолщеніе по бокамъ головы получаетъ болѣе опредѣленныя очертанія; впередъ оно тянется на первую висцеральную дугу, отчасти простирается книзу, а главнымъ образомъ назадъ. Выдѣляясь изъ остальныхъ покрововъ величиною своихъ элементовъ, въ наиболѣе утолщенныхъ мѣстахъ оно вдается внутрь, какъ это и видно изъ представленныхъ рисунковъ (Табл. VI, *fig. 1—4*).

У эмбріона въ 2 mm указанныя отношенія выступаютъ съ большей опредѣленностію. Слуховой пузырь замкнутъ; въ жаберной области можно выдѣлить передній отдѣлъ, отъ нижняго края слуховаго пузыря къ глазу, и задній, собственно жаберный, эпидермъ котораго достигаетъ наибольшей толщины на уровнѣ хорды (Табл. VI, *fig. 5* и *6*). Конецъ передняго отдѣла передъ глазомъ значительно углубляется подъ кожу и представляетъ по своему положенію, сравнительно съ селахіями, зачатокъ головнаго отдѣла боковыхъ органовъ. Въ заднемъ отдѣлѣ яснѣе всего выражена часть, непосредственно слѣдующая за ушнымъ пузыремъ (Табл. VI, *fig. 6, a*) и, слѣдовательно, по положенію своему надъ зачаткомъ *vagi* соотвѣтствующая зачатку туловищнаго отдѣла боковыхъ органовъ. Съ тѣмъ же приблизительно характеромъ идетъ диффеpенцировка эктодермическаго утолщенія и у эмбріоновъ въ 3—4 mm; осложненія вызываются развитіемъ высшихъ органовъ чувствъ.

Такъ у эмбріона въ 3 mm (Табл. VI, *fig. 7—10*) значительнаго обособленія достигаетъ носовая ямка, утолщенный покровъ которой постепенно переходитъ въ эпидермъ передняго отдѣла головы (*fig. 7* и *8*, *olf*). Глазные пузыри крайне

незначительны; надъ ними эпидермъ также утолщенъ (*fig. 7, a'*), хотя и не представляетъ пока никакой спеціальной дифференцировки. Большей толщины достигаетъ онъ за глазными пузырями и образуетъ здѣсь характерную эктодермическую складку (*fig. 7, d*), на что указалъ уже Купферъ. Складка эта совмѣстно съ утолщеніемъ спереди и снизу слуховаго пузыря занимаетъ область *trigemini* и *facialis* и представляетъ зачатокъ головнаго отдѣла боковыхъ органовъ. На уровнѣ слуховаго пузыря эктодермическое утолщеніе слегка углубляется (Табл. VI, *fig. 9, a*), а сзади переходитъ въ болѣе опредѣлившееся боковое утолщеніе, которое можетъ быть разсматриваемо, какъ начало боковой линіи (Табл. VI, *fig. 10, l*).

Эмбріонъ въ 4 mm, съ развитыми глазами, носовымъ мѣшкомъ и углубившимся слуховымъ пузыремъ, въ виду ясно выраженнаго обособленія высшихъ органовъ чувствъ, даетъ возможность говорить о вполнѣ обособившемся зачаткѣ боковыхъ органовъ, представленномъ, во первыхъ, головнымъ отдѣломъ въ области *trigemini* и *facialis*, а во вторыхъ, жабернымъ утолщеніемъ *vagi*, которое въ то же время несетъ въ себѣ и зачатокъ туловищнаго отдѣла.

Оба названные отдѣла раздѣлены слуховымъ пузыремъ и связуются слегка утолщеннымъ и углубленнымъ эпидермомъ на уровнѣ нижняго его края (Табл. VI. *fig. 11, 12* и *15, au, a*). Передній отдѣлъ своимъ концомъ достигаетъ до глаза (*fig. 12, a*—справа; *fig. 13—15, a**) и опускается книзу отъ него. Задній выдѣляется сплошной полосой на уровнѣ хорды (Табл. VI, *fig. 13* и *14, l*); нѣсколько болѣе утолщенныя мѣста его наблюдаются на каждой висцеральной дугѣ, но безъ яснаго расчлененія. Въ этомъ можно видѣть начало обособленія собственно жаберныхъ органовъ отъ боковой линіи. Въ области блуждающаго нерва, нѣсколько выше уровня хорды и въ связи съ передней частью задняго отдѣла, замѣчена была складка утолщеннаго эпидерма (Табл. VI, *fig. 15, d'*), подобная раньше указанной позади глаза (*fig. 7, d*). Образованіе этихъ складокъ представляется въ высшей степени оригинальнымъ; ничего подобнаго до Купфера (22), который связываетъ ихъ съ раз-

витіемъ гангліевъ, не описывалось. Пользуюсь случаемъ указать здѣсь, что подобное же явленіе иногда наблюдалось мною и у селахій, какъ при образованіи гангліевъ, такъ и зачатковъ боковыхъ органовъ.

У эмбріона въ 5 mm носовая ямка выражена еще яснѣе, но тѣмъ не менѣе совершенно ясна связь внутреннихъ покрововъ ея съ утолщеннымъ эпидермомъ въ передней области головы (Табл. VI, *fig. 16*). Изъ сравнительнаго изученія вышеуказанныхъ рисунковъ (Табл. VI, *fig. 7—16*) можно уже убѣдиться, что зачатокъ головнаго отдѣла боковыхъ органовъ постепенно переходитъ въ эпидермическое утолщеніе въ носовой области. Съ другой стороны образованіе эпидермическихъ складокъ въ области *trigemini* и *vagi* (*fig. 7* и *15*) представляетъ поразительное сходство съ образованіемъ хрусталика глаза у *Ammocoetes* (*fig. 12, co*), такъ что невольно напрашивается заключеніе объ единствѣ ихъ происхожденія. Въ виду того, что и дно слуховой ямки находится въ генетическомъ родствѣ съ общимъ эпидермическимъ утолщеніемъ по бокамъ головы, можно сдѣлать заключеніе, что послѣднее составляетъ общій зачатокъ для перципирующихъ частей органовъ чувствъ (67; стр. 8). Весь эпидермъ эмбріоновъ около 5 mm въ толщину дѣлается болѣе однороднымъ, такъ что, говоря о дальнѣйшемъ развитіи боковыхъ органовъ, приходится обращать вниманіе на гистологическія подробности, изученіе которыхъ на бывшихъ въ распоряженіи моемъ эмбріонахъ оказалось затруднительнымъ. Замѣчено было при этомъ общее утолщеніе эпидерма въ переднемъ отдѣлѣ головы и по спинному шву. Болѣе ясно выдѣляются также собственно жаберныя утолщенія на мѣстахъ эпибранхіальныхъ гангліевъ Купфера (68; S. 41, fig. 8, 1—7—12).

До сихъ поръ мы имѣли дѣло съ *Petromyzon Planeri*; болѣе поздпія стадіи, въ 6—7 mm, я имѣлъ отъ *P. fluviatilis*. На нихъ въ общихъ чертахъ подтверждаются тѣ данныя, которыя приведены выше изъ наблюденій Купфера и Дорна.

Въ концѣ концовъ, общее эктодермическое утолщеніе по бокамъ головы у *Cyclostomi* имѣетъ прямое отношеніе къ об-

разованію органовъ чувствъ. Прежде всего изъ него выдѣляется утолщеніе слуховой ямки; въ ближайшемъ сосѣдствѣ съ нею можетъ быть обособлено общее жаберное утолщеніе, которое распадается потомъ: на передній, головной, и задній, жаберный и туловищный отдѣлы. Въ связи съ переднимъ, простирающимся до носовой области, можетъ быть поставлено образованіе носовой ямки и хрусталика глаза; самъ онъ идетъ на образованіе головныхъ органовъ боковой линіи. Изъ задняго разовьются собственно жаберные органы и боковая линія туловища. Въ этихъ заключеніяхъ требуетъ болѣе обстоятельнаго доказательства превращеніе первичныхъ зачатковъ боковыхъ органовъ въ органы дифинитивные.

II.

Selachii.

Относительно селахій мы также находимъ въ литературѣ очень ограниченное количество данныхъ, непосредственно относящихся къ первичной закладкѣ боковыхъ органовъ. Семперъ (69; S. 398) даетъ намъ лишь общее указаніе на ростъ боковой линіи селахій спереди назадъ. Бальфуръ (47; S. 141) впервые сообщаетъ довольно полныя свѣдѣнія о боковой линіи этихъ рыбъ. Онъ прежде всего отдѣляетъ происхожденіе *боковой линіи* отъ развитія *боковаго нерва*. Сначала у *Scyllium*, приблизительно въ стадію *K*, появляется первая изъ нихъ въ формѣ линейнаго утолщенія нижняго слоя клѣтокъ эпидерма по бокамъ на уровнѣ спинной струны. На наиболѣе юномъ эмбріонѣ утолщеніе это имѣетъ незначительное протяженіе и представлено приблизительно на десяти послѣдовательныхъ тонкихъ разрѣзахъ чрезъ заднюю область головы и передній отдѣлъ туловища; оно широко, около 0,28 mm на поперечномъ разрѣзѣ, и въ немъ нѣтъ слѣдовъ дифференцировки нервныхъ структуръ. На всѣхъ переднихъ разрѣзахъ можно видѣть широкую внутренностную вѣтвь *vagi* въ тѣснѣйшей близости съ боковой линіей; отъ нея, повидимому,

исходитъ сзади специальная тоненькая вѣточка, которую можно прослѣдить на немногихъ разрѣзахъ; она однакоже недостаточно хорошо представлена, чтобы можно было съ увѣренностію высказаться объ ея характерѣ. Во всякомъ случаѣ заднiй конецъ боковой линiи стоитъ внѣ соединенiя съ элементами нервной системы. (In any case the posterior part of the lateral line is absolutely without any adjoining nervous structures or traces of such; l. c. p. 142).

Эпидермическая часть боковой линiи образуется изъ специальныхъ удлиненныхъ клѣтокъ нижняго слоя эпидерма, въ основанiя которыхъ вклинены кругловатыя клѣтки своеобразной природы.

У болѣе стараго эмбрiона (ст. *L*) Бальфуръ наблюдалъ боковую линiю на протяженiи отъ задней области головы до пункта за анальнымъ отверстiемъ; нервъ сопутствуетъ ей по крайней мѣрѣ на двѣ трети ея длины. На уровнѣ послѣдней висцеральной щели *ramus intestinalis vagi* даетъ вѣтвь — боковой нервъ; дѣлаясь тоньше, онъ тѣснѣе прилегаетъ къ боковой линiи и наконецъ внѣдряется между угломъ разошедшимися ея клѣтками и заканчивается передъ концомъ ея. Спереди боковая линiя довольно узка и остается такой на большей части своего протяженiя, къ концу расширяется; шире всего конецъ, являющiйся какъ бы обрубленнымъ. Въ стадiю *L* Бальфуръ приводитъ слѣдующiя измѣренiя для боковой линiи: 0,17 mm ширины въ заднемъ концѣ; спереди 0,09—0,05 mm. Такимъ образомъ наибольшая ширина — въ мѣстѣ роста. Являясь въ видѣ линейнаго утолщенiя эпидерма, она не имѣетъ сегментальнаго характера. Заднiй конецъ представляетъ уже образованiе канала.

Въ стадiи *M*, *N*, *O* боковой нервъ погружается въ соединительную ткань между спинной и брюшной мускулатурой и такимъ образомъ изолируется отъ боковой линiи. Сама боковая линiя въ стадiю *O* принимаетъ форму канала и исчезаетъ съ поверхности. Въ стадiю *P* открываются сегментальныя отверстiя наружу. Слизистые каналы головы образуются тѣмъ же путемъ, что и боковая линiя, изъ слизистаго слоя эпидер-

ма. Бальфуръ не рѣшилъ, находятся ли они въ связи съ боковой линіей.

Нѣсколько позже, въ учебникѣ сравнительной эмбріологіи (1; S. 482) Бальфуръ положилъ только что изложенныя данныя въ основу описанія развитія боковой линіи. Онъ особо отмѣчаетъ здѣсь то обстоятельство, что, закладываясь въ видѣ короткаго зачатка *слизистаго слоя эпидерма*, боковая линія *растетъ назадъ своимъ утолщеннымъ концомъ*. Образованіе канала изъ открытаго линейнаго зачатка въ дальнѣйшемъ развитіи онъ представляетъ согласно прежнему взгляду не какъ результатъ сростанія боковыхъ складокъ, а какъ щель между слизистымъ и наружнымъ слоемъ эпидерма, появляющуюся первоначально въ заднемъ концѣ боковой линіи. Сравнивая закрытый каналъ боковой линіи акулъ съ желобковидной открытой боковой линіей химеры и сегментально расположенными отдѣльными боковыми органами молодыхъ костистыхъ рыбокъ, онъ разсматриваетъ первый изъ нихъ, какъ вторичное образованіе. Онъ полагаетъ болѣе вѣроятнымъ, что начальная форма боковой линіи должна быть въ видѣ непрерывной чувствительной полоски (*Chimaera*), изъ которой произошли всѣ другія видоизмѣненія боковой линіи, въ видѣ ли сегментально расположенныхъ отдѣльныхъ органовъ, или въ видѣ замкнутыхъ каналовъ съ сегментальными отверстіями. Изъ изложеннаго ясно, что Бальфуръ, принимая во вниманіе наблюденія Гётте и Семпера, а также и отрывочныя свои собственныя касательно костистыхъ рыбъ, на эласмобранхіяхъ выработалъ себѣ совершенно опредѣленное представленіе о развитіи боковыхъ органовъ у *Ichthyopsida*. Представленіе это, какъ увидимъ впослѣдствіи, довольно близко къ дѣйствительности, что особенно цѣнно въ виду того, что онъ имѣлъ дѣло съ эмбріонами, гдѣ боковая линія (въ общемъ смыслѣ) достигла уже значительной дифференцировки. Но онъ былъ далекъ отъ мысли объ единствѣ происхожденія собственно боковой линіи и слизистыхъ каналовъ головы, хотя и видѣлъ много общаго въ способѣ ихъ развитія. Только поэтому онъ, можетъ быть, не изучилъ зачатка боковой линіи на болѣе юныхъ эмбріонахъ

и не далъ соотвѣтствующаго описанія, хотя препараты его несомнѣнно позволяли ему это сдѣлать, какъ это видно изъ нѣкоторыхъ его рисунковъ.

У Ванъ-Вейе (15; S. 33—35) мы находимъ общее подтвержденіе данныхъ Бальфура съ слѣдующими дополненіями. Боковая линія появляется въ концѣ стадіи *I* или въ началѣ *K* въ формѣ широкаго эпидермическаго утолщенія, которое вскорѣ распространяется назадъ. Ядра утолщенія лежатъ въ нѣсколько слоевъ и, что касается наиболѣе глубокаго ихъ ряда, то нельзя сказать, принадлежатъ ли они боковой линіи или прилегающему къ ней боковому нерву. Первоначально зачатокъ боковой линіи — плоскій; въ такомъ видѣ является онъ, достигая своимъ концомъ до десятаго сегмента; но затѣмъ задній наростающій конецъ его образуетъ кожное углубленіе, дно котораго направлено къ хвосту, а отверстіе впередъ. Такъ начинается образованіе боковаго канала, и это наблюденіе вноситъ существенную поправку въ описаніе Бальфура, по которому каналъ происходитъ изъ щели между слоями эпидерма. Помимо того Ванъ-Вейе наблюдалъ, что на головѣ слизистый каналъ первоначально представленъ въ видѣ борозды, края которой потомъ сростаются.

Какъ видно изъ сказаннаго, Ванъ-Вейе, подобно другимъ авторамъ, также интересовался только развитіемъ собственно боковой линіи. Правда, онъ упоминаетъ о слизистыхъ каналахъ головы (над- и подглазничномъ, супратемпоральномъ), но нигдѣ опредѣленно не высказывается за единство этихъ образованій и очень мало вообще говоритъ о возникновеніи слизистыхъ каналовъ головы.

Предметомъ особеннаго вниманія боковые органы были для Бирда; на основаніи полученныхъ имъ эмбріологическихъ данныхъ онъ построилъ свою теорію *жаберныхъ* органовъ, имѣя въ виду указать въ ней новый путь для генезиса позвоночныхъ. Первоначально Бирдъ занимался изученіемъ развитія боковой линіи у *Salmo fario* (70), а затѣмъ и у селахій. Въ предварительномъ сообщеніи (71) онъ излагаетъ свои наблюденія надъ развитіемъ черепныхъ нервовъ и сегменталь-

ныхъ органовъ чувствъ у *Torpedo ocellata*. Существеннымъ пунктомъ въ нихъ является тотъ фактъ, что нервы, выростая изъ гангліозной полоски, сростаются съ эпибластомъ, лишь только достигаютъ своимъ концомъ уровня спинной струны.

Эпибластъ на мѣстѣ сростанія утолщается и образуетъ первичный зачатокъ ганглія задняго корешка соотвѣтствующаго черепнаго нерва; эти же утолщенныя мѣста эпибласта являются зачатками сегментальныхъ органовъ чувствъ. Впослѣдствіи ганглии отдѣляются отъ кожи и остаются въ связи съ нхъ сегментальными органами чувствъ только посредствомъ тонкихъ нервныхъ волоконъ. Описанныя условія имѣютъ мѣсто для V, VII, VIII, IX и X паръ черепныхъ нервовъ, равно какъ и для *ganglion ciliare*, а судя по рисункамъ Маршалла, Бирдъ предполагаетъ то же и для *n. olfactorius*.

Изъ описанія ясно, что сегментальные органы чувствъ Бирда только отчасти тождественны съ боковыми органами; но въ его работѣ мы впервые видимъ опредѣленное указаніе, гдѣ нужно искать первыхъ зачатковъ этихъ органовъ.

Болѣе подробное изложеніе сообщенныхъ Бирдомъ фактовъ, равно какъ и дальнѣйшее развитіе его теоретическихъ взглядовъ, мы находимъ въ вскорѣ затѣмъ вышедшей его обширной статьѣ (60).

Здѣсь прежде всего Бирдъ устанавливаетъ новый терминъ: *жаберные органы чувствъ* — branchial sense organs, которымъ онъ желаетъ замѣнить прежнее свое названіе: *сегментальные органы чувствъ* — segmental sense organs, и общепринятые термины: *органы боковой линіи* или *боковые органы*. Сообразно съ этимъ и озаглавлено его сочиненіе.

Мотивомъ этого преобразованія онъ выставляетъ то соображеніе, что, согласно его наблюденіямъ, такъ называемые боковые органы въ первоначальномъ видѣ принадлежатъ только одному жаберному отдѣлу, на туловище же распространяются впослѣдствіи; а такъ какъ въ первичной формѣ они лежатъ надъ жаберными щелями и, какъ онъ полагаетъ, имѣютъ съ ними физіологическую связь, то и должны быть сочтены за спеціальные жаберные органы чувствъ. Главнымъ объэктомъ

для его изслѣдованія служили зародыши *Torpedo ocellata*, а также небольшое число эмбріоновъ *Mustelus* и *Pristiurus*. Къ сожалѣнію, авторъ не даетъ указаній на возрастъ и размѣры эмбріоновъ, что составляетъ большое неудобство при чтеніи изслѣдованія, а главнымъ образомъ при контрольной провѣркѣ его. Исходными пунктами, согласно съ предварительнымъ сообщеніемъ, для жаберныхъ органовъ одновременно являются мѣста, въ которыхъ нервы приходятъ въ связь съ эпибластомъ; послѣдній, будучи утолщенъ въ этихъ мѣстахъ, заключаетъ ядерныя фигуры, указывающія на быстрое дѣленіе клѣтокъ; онъ даетъ начало ганглію и жаберному органу; зачатокъ послѣдняго растетъ въ длину, направляясь впередъ или назадъ и выдѣляясь среди элементовъ простаго эпителія; онъ можетъ остаться ничтожнымъ, но можетъ занять и значительное протяженіе.

Общее чувствительное утолщеніе эпибласта, лежащее надъ ганглiозной массой заднихъ вѣтвей блуждающаго нерва за второй жаберной щелью, растетъ вдоль тѣла, образуя такъ называемую боковую линію. Относительно развитія ея Бирдъ согласенъ съ Ванъ-Вейе. Для него особенно важнымъ является то обстоятельство, что боковая линія растетъ назадъ сама, а не путемъ превращенія простыхъ эпителіальныхъ клѣтокъ въ ея чувствительные элементы. Надъ второй жаберной щелью образуется самостоятельное чувствительное утолщеніе, которое послѣ обособленія ганглія первой вѣтви *vagi* отъ кожи растетъ на спину впередъ и образуетъ такимъ образомъ часть надвисочныхъ жаберныхъ органовъ.

Жаберный органъ, образующійся совмѣстно съ гангліемъ *n. glossopharyngii* надъ первой жаберной щелью, одновременно съ развитіемъ супрабранхіальной вѣтви даетъ начало супратемпоральнымъ жабернымъ органамъ въ направленіи на спину и впередъ.

Утолщеніе эпидерма надъ слуховымъ нервомъ, дающее потомъ начало слуховому пузырю, Бирдъ считаетъ также въ первоначальномъ происхожденіи за жаберный органъ. Надъ гіоидной дугой жаберный органъ образуется въ видѣ утол-

щенія, стоящаго въ связи съ лицевымъ нервомъ. Передняя часть его растетъ впередъ, слѣдуя за супрабранхіальной вѣтвью лицеваго нерва, которая затѣмъ двоится, соотвѣтственно чему дѣлится и утолщеніе, выступая въ двухъ подъ угломъ расходящихся направленіяхъ, и давая начало над- и подглазничному слизистымъ каналамъ авторовъ.

Въ переднемъ отдѣлѣ головы Бирдъ описываетъ утолщенія (жаберные органы) надъ *ganglion Gasseri* и *ganglion ciliare*, гдѣ эти послѣдніе связаны съ эпидермомъ. Наконецъ, находя сходство въ развитіи *nervi olfactorii* съ прочими черепными нервами, онъ полагаетъ, что и обонятельная ямка можетъ быть разсматриваема въ первоначальномъ развитіи своемъ, какъ жаберный органъ.

Такимъ образомъ Бирдъ подвелъ подъ одну категорію не только такъ называемую боковую линію и слизистые каналы головы, но и вообще всѣ утолщенныя мѣста эктодерма, приходящія въ связь съ черепными нервами. Это дало ему возможность рѣшительно высказаться за сегментальный характеръ всѣхъ первичныхъ черепныхъ нервовъ и, какъ критерій для опредѣленія этой сегментальности, выставить присутствіе особыхъ *жаберныхъ* органовъ чувствъ, въ силу чего въ рядъ послѣднихъ онъ ставитъ органы обонянія и слуха.

Изслѣдованіе Бирда побудило меня взяться за разработку той же темы, и результатомъ моихъ наблюденій въ этой области было предварительное сообщеніе о первичной закладкѣ боковыхъ органовъ у *Plagiostomi* (56). Въ немъ указаны основные мотивы моего изслѣдованія, приведены существеннѣйшія наблюденія надъ совмѣстнымъ развитіемъ жаберныхъ органовъ и органа слуха у *Raja*, начиная со стадіи *H* Бальфура, и указана дальнѣйшая дифференцировка ихъ у *Raja* и *Acanthias* до эмбріоновъ въ 19 mm длиною включительно. Главные выводы изъ этого сообщенія были формулированы въ такой формѣ:

1) Боковые органы у *Plagiostomi* въ первичной своей закладкѣ имѣютъ *всѣ вмѣстѣ* общій зачатокъ съ слуховой ямкой; зачатокъ этотъ представляетъ сплошное эпидермическое

утолщеніе, начинающееся у спинного шва, занимающее съ каждой стороны область VII + VIII и IX + X паръ нервовъ и опускающееся книзу, на жаберную область. Органъ слуха и различные отдѣлы боковыхъ органовъ возникаютъ путемъ расчлененія общаго зачатка. 2) Прежде всего выдѣляется изъ общаго зачатка слуховая ямка, которая, углубляясь затѣмъ, превращается въ слуховой пузырь. Обособленіе ея выдѣляетъ жаберный отдѣлъ боковыхъ органовъ. 3) Затѣмъ изъ общаго жабернаго отдѣла выдѣляется область второй висцеральной (гіоидной) дуги. Эта область даетъ начало головному отдѣлу боковыхъ органовъ. 4) Послѣ обособленія головнаго отдѣла изъ остальной части жабернаго утолщенія послѣдовательно выдѣляются жаберные органы третьей и слѣдующихъ висцеральныхъ дугъ. 5) Туловищный отдѣлъ (собственно боковая линія) вполнѣ обособляется отъ верхней части жабернаго отдѣла довольно поздно. Въ началѣ обособленія его появляется на уровнѣ хорды эпидермическій валикъ, ограничивающій его сверху и сзади; потомъ этотъ валикъ превращается въ полулунную складку. 6) Головной отдѣлъ дифференцируется, разростаясь впередъ и образуя изъ верхней своей части зачатки для над-и подглазничнаго слизистыхъ каналовъ.

Послѣ того я имѣлъ возможность распространить свои наблюденія и на другія формы поперечноротыхъ рыбъ: *Pristiurus*, *Mustelus*, *Torpedo*, равно какъ изслѣдовать большее число экземпляровъ прежде названныхъ видовъ. Такъ, между прочимъ, были вновь изучены болѣе взрослые эмбріоны *Acanthias vulgaris*. Новыя изслѣдованія вполнѣ подтвердили прежніе выводы и увеличили запасъ частныхъ наблюденій, къ болѣе подробному изложенію которыхъ мы теперь и перейдемъ, стараясь подкрѣпить описаніе возможно точными рисунками, сдѣланными съ многочисленныхъ моихъ препаратовъ.

Настоящая рукопись была готова къ печати, когда появилось сообщеніе Фроріна „Ueber die Kiemenspaltenorgane der Selachierembryonen“ (44; S. 60). Оно заключаетъ существенное и давно желанное дополненіе къ фактамъ, раньше извѣстнымъ. Бирдъ затемнилъ дѣло, соединивъ въ одну

группу раньше описанные Фориномъ жаберные органы и органы боковой линіи. Вновь предпринятое изученіе эмбріоновъ *Torpedo ocellata* привело Форина къ заключенію, что то и другое образованіе, несмотря на кажущуюся общность иннерваціи, имѣютъ различную судьбу. *Vagus* (embryo 12 mm) на уровнѣ каждой жаберной щели образуетъ два ганглія, изъ которыхъ верхній вступаетъ въ связь съ эпидермомъ на уровнѣ дна мозговой трубки (l. c. fig. 5), а нижній — на верхней и задней стѣнкѣ жаберной щели (l. c. fig. 4 и 5). Въ первомъ пунктѣ имѣетъ мѣсто образованіе боковаго органа, во второмъ—жабернаго. Послѣдній у селахій находится тамъ-же, гдѣ и у эмбріоновъ жвачныхъ, тогда какъ боковыхъ органовъ у послѣднихъ не существуетъ. Въ дальнѣйшемъ развитіи боковые органы получаютъ самостоятельное развитіе, а жаберные (embryo 16 mm), перемѣщаясь немного внутрь, существенно измѣняются (l. c. fig. 6). Связь съ гангліемъ остается только въ спинной части, гдѣ эпителій утолщается валикомъ. Сравненіе съ болѣе поздними стадіями развитія показываетъ, что это утолщеніе представляетъ зачатокъ для *thymus*. Позже связь съ гангліемъ нарушается, и жаберный органъ пропадаетъ, не оставляя послѣ себя никакого органа чувствъ; онъ является у селахій, какъ и млекопитающихъ, чисто эмбріональнымъ образованіемъ; отъ него остается зачатокъ для органа совершенно другой природы.

Первыя измѣненія въ покровахъ головы, которыя могутъ быть связаны съ начальной дифференцировкой органовъ чувствъ, замѣчены были мною у эмбріона ската въ стадію *G* Бальфура (*Raja sp?* на 15-й день развитія. Табл. VII, *fig. 24*). Здѣсь во всей жаберной области, равно какъ и на мѣстѣ будущей слуховой ямки, эктодермъ приблизительно вдвое толще, чѣмъ въ остальныхъ покровахъ; на рисункѣ онъ отмѣченъ пунктиромъ. Изъ изученія разрѣзовъ легко убѣдиться, что описываемое утолщеніе имѣетъ свои границы, которыя не вездѣ все таки выражаются вполнѣ опредѣленно. Такъ, на *fig. 5*, Табл. II, утолщеніе *c* ясно простирается до пункта *e*, которымъ и опре-

дѣляется его верхняя и передняя граница; на *fig.* 6 c—c' постепенно переходитъ—сзади въ простый эктодермъ, а спереди въ посоглазное утолщеніе *d*; послѣднее оказывается даже значительнѣе утолщенія слухожаберной области, задняя и нижняя граница котораго выдѣляется при *c* на *fig.* 7. Такимъ образомъ утолщеніе эктодерма съ каждаго боку головы тянется широкой полосой отъ нейропора назадъ, придерживаясь въ общемъ уровня хорды. Раздѣленіе его на двѣ области, посоглазную и слухожаберную, можетъ быть разсматриваемо, какъ первый шагъ расчлененія одного общаго зачатка. Судьба каждой изъ названныхъ областей въ дальнѣйшемъ развитіи различна; мы будемъ имѣть въ виду вторую изъ нихъ.

Средняя часть слухожабернаго утолщенія простирается близко къ спинному шву; она является болѣе опредѣленно очерченной и по положенію представляетъ зачатокъ слуховой пластинки (*fig.* 5, *c*). Снизу она непрерывно переходитъ въ собственно жаберное утолщеніе, которое не вездѣ однородно; мѣстами часть его клѣтокъ вдается внутрь (*fig.* 7, *c*—*e*). Гистологическій характеръ слухожабернаго утолщенія пока выражается въ томъ, что клѣтки его дѣлаются цилиндрообразными, въ два, три раза выше, чѣмъ въ общемъ покровѣ; въ весьма немногихъ случаяхъ, какъ, напримѣръ, въ указанныхъ выше неровностяхъ жабернаго утолщенія, эктодермъ дѣлается двуслойнымъ.

Немного большую степень обособленія слухожабернаго утолщенія представляетъ эмбріонъ въ стадію *II* (*Raja sp?* 4,5 mm. Табл. I, *fig.* 1). Уже при наблюденіи in toto оно слегка выдѣляется въ силу меньшей прозрачности, а на разрѣзахъ ясно обособляется отъ общаго эпителіальнаго покрова, значительно превосходя его въ толщинѣ (Табл. II, *fig.* 3). Въ слуховомъ отдѣлѣ отчасти замѣчается двуслойный эпителій, тогда какъ въ остальномъ утолщеніи, сохраняя однослойность, онъ состоитъ изъ высокихъ цилиндрическихъ клѣтокъ. Въ передней части все утолщеніе приблизительно равномѣрно (Табл. II, *fig.* 2, *e*) и незначительно; болѣе замѣтно оно на уровнѣ гіоидной дуги, гдѣ слуховая пластинка слегка обособляется отъ жа-

бернаго утолщенія (*fig*, *3*, *e*); назадъ—снова дѣлается тоньше и дальше простирается на уровнѣ мозга (*fig*. *4*, *e*).

Едва начавшееся здѣсь выдѣленіе слуховой пластинки лучше наблюдается у эмбріона съ тремя висцеральными мѣшками (*Raja sp?*, 16-й день, Табл. I, *fig*. *2*). Какъ видно изъ разрѣзовъ (Табл. IV, *fig*. *6*—*8*, *e*), она состоитъ изъ многослойнаго эпителія и въ центрѣ слегка вогнута (*fig*. *7*); достигая верхнимъ краемъ спины, книзу она съуживается и, переходя надъ гіоидной дугой въ жаберное утолщеніе, представляетъ здѣсь наибольшую толщину (*fig*. *6*). Собственно жаберное утолщеніе значительно тоньше (*fig*. *5*, *c'*); задній край слуховой пластинки простирается на область группы блуждающаго нерва (*fig*. *8*, *e*).

Другой эмбріонъ того же возраста въ 5 mm (Табл. VII, *fig*. *28*) только что указанныя отношенія обнаруживаетъ съ бо̀льшею опредѣленностію. Какъ видно изъ поперечныхъ разрѣзовъ, утолщеніе спиннаго шва постепенно переходитъ въ эпидермъ боковыхъ поверхностей, который мѣстами является также неравномѣрно утолщеннымъ. Незначительное подобное утолщеніе видно въ носовой и глазной областяхъ, равно какъ въ области *nervi trigemini*. Въ обоихъ указанныхъ районахъ толщина эпидерма не превышаетъ и вдвое обычной его толщины въ другихъ отдѣлахъ головы и значительно меньше утолщенія спиннаго шва.

По мѣрѣ приближенія къ зачатку *acustico-facialis* утолщеніе спиннаго шва дѣлается болѣе широкимъ и затѣмъ постепенно по бокамъ переходитъ въ утолщеніе слуховой области (Табл. II, *fig*. *15*, *a*). Это послѣднее принимаетъ здѣсь болѣе опредѣленный характеръ и уже вступаетъ въ болѣе тѣсную связь съ слуховымъ нервомъ [1]). Гистологическій характеръ этого утолщенія таковъ: клѣтки расположены въ немъ въ два

---

[1]) Близость слуховаго утолщенія къ спинному шву и постепенность перехода между ними, замѣченныя и въ болѣе ранній періодъ развитія, наводятъ на мысль, не стоитъ ли первое изъ нихъ къ второму въ генетическомъ отношеніи?

и три ряда (*fig. 16, a*), и многія изъ нихъ находятся въ различныхъ стадіяхъ дѣленія. Каріокинетическія фигуры наблюдаются почти исключительно въ наружномъ слоѣ. Въ общемъ, толщина слуховаго утолщенія мѣстами почти равняется толщинѣ стѣнки нервной трубки въ этой области; maximum ея въ передней части (*fig. 16*). Начиная уже со средины, оно постепенно, безъ перерыва, распространяется книзу, на жаберную область (*fig. 17*). Здѣсь оно нѣсколько тоньше: клѣтки расположены въ немъ не болѣе, какъ въ два слоя.

Жаберное утолщеніе является также болѣе опредѣленно очерченнымъ; между первой и второй висцеральными щелями, т. е. въ области гіоидной дуги, оно достигаетъ наибольшей толщины и представлено двуслойнымъ эпителіемъ, тогда какъ по краямъ состоитъ только изъ одного слоя высокихъ цилиндрическихъ клѣтокъ (Табл. II, *17—19, b*).

Сохраняя подобный характеръ, жаберное утолщеніе распространяется довольно далеко на задніе отдѣлы жаберной области безъ рѣзкихъ измѣненій въ очертаніяхъ и въ толщинѣ, а затѣмъ незамѣтно переходитъ въ общій покровъ.

Что же касается слуховаго утолщенія, то оно, будучи довольно рѣзко очерчено въ передней своей части, направляясь назадъ, съуживается, дѣлается тоньше, становится однослойнымъ и постепенно пропадаетъ въ области *n. vagi* (*fig. 18* и *19, a*).

Изъ только что приведеннаго описанія явствуетъ, что и въ концѣ стадіи *H*, или въ началѣ стадіи *I*, слуховое и жаберное утолщенія являются еще въ значительной степени общимъ эпидермическимъ утолщеніемъ. Однакоже здѣсь уже возможно довольно опредѣленно указать границы будущей слуховой ямки. Границы эти опредѣляются не только характеромъ самого утолщенія, но и отношеніемъ къ эмбріональному зачатку слуховаго нерва.

Въ стадію *I* (*Raja sp?*, 20-й день. Табл. I, *fig. 3*) слуховой отдѣлъ эпидермическаго утолщенія является уже съ ясно очерченными границами и совершенно опредѣленнымъ гистологическимъ характеромъ. Кромѣ того средина его является

немного вдавленной, а края приподнятыми, что даетъ здѣсь право говорить о слуховой ямкѣ. (Табл. II, *fig. 8—10, a*).

Толщина общаго эпидермическаго покрова вообще тутъ незначительна: на туловищѣ не болѣе 4 μ. При такихъ условіяхъ слуховое утолщеніе на разрѣзахъ выдѣляется крайне рѣзко, такъ какъ его толщина достигаетъ до 80 μ; maximum ея — въ нижней части его. На среднюю часть его приходится наибольшій продольный діаметръ, немного превышающій 300 μ.

Постепенно съуживаясь книзу, слуховое утолщеніе заканчивается на уровнѣ хорды, направляется къ второй висцеральной дугѣ и переходитъ въ жаберное утолщеніе; въ этомъ мѣстѣ толщина его не превышаетъ 35 μ (Табл. II, *fig. 11, a, q*).

Жаберное утолщеніе здѣсь является также отчасти дифференцированнымъ. Въ общемъ толщина его уступаетъ толщинѣ слуховаго. Наиболѣе значительна она въ области второй висцеральной дуги, гдѣ, какъ указано раньше, она не превышаетъ 35 μ и, по мѣрѣ удаленія отъ этого пункта, постепенно дѣлается меньше (*fig. 11, p, q*).

Переднюю границу жабернаго утолщенія образуетъ первая висцеральная щель (*fig. 12, a*). Назадъ оно простирается на уровнѣ хорды широкой полосой, закрывающей верхнюю половину жабернаго отдѣла, и за третьей висцеральной щелью, равно какъ и снизу, постепенно дѣлаясь тоньше, переходитъ въ общій покровъ (*fig. 13* и *14 a*).

Во всемъ утолщеніи замѣтно выдѣляется отдѣлъ, занимающій гіоидную дугу (*fig. 13, a'*); правда, онъ не очерченъ рѣзкими границами, но въ немъ эпидермъ достигаетъ наибольшей толщины, и онъ далѣе другихъ отдѣловъ, въ которыхъ дальнѣйшихъ разграниченій не наблюдается, простирается въ сторону брюшной поверхности. Задній конецъ жабернаго утолщенія распространяется отчасти кверху, и здѣсь также существуетъ довольно постепенный переходъ между нимъ и заднимъ краемъ слуховой ямки (*fig. 10, h*); толщина его тутъ въ срединѣ не болѣе 35 μ, а по краямъ уменьшается до 20 μ. Общая длина боковаго утолщенія болѣе 450 μ. Достойно за-

мѣчанія, что большая его толщина наблюдается въ заднемъ его отдѣлѣ, въ области блуждающаго нерва. Снизу боковое утолщеніе непосредственно переходитъ въ жаберное, такъ что оба они представляютъ до извѣстной степени нераздѣльное цѣлое.

Эмбріонъ съ 4 висцеральными мѣшками (*Raja sp?*, 19-й день, Табл. I, *fig. 4*) при изученіи in toto уже обнаружилъ замѣтный успѣхъ въ расчлененіи утолщенія слухожаберной области. На мѣстѣ слуховой пластинки явилось углубленіе — слуховая ямка; весь эпидермъ въ областяхъ группъ лицеваго и блуждающаго нервовъ утолщенъ, на что указывала болѣе интенсивная его окраска. Дальнѣйшія подробности получены изъ изученія разрѣзовъ этого эмбріона (Табл. IV, *fig. 10—13*).

Въ общемъ очертанія слуховой ямки представляютъ почти кругъ, такъ какъ продольный діаметръ лишь немного превышаетъ дорзовентральный; длина его достигаетъ до 235 μ; края ямки, особенно передній, немного приподняты, и глубина ея доходитъ почти до 100 μ (Табл. I, *fig. 4, au.* Табл. IV, *fig. 10, e*).

Передній отдѣлъ нижняго края ея нѣсколько выдвигается внизъ и впередъ и внутри себя представляетъ нѣкоторыя измѣненія. Дно ямки въ томъ мѣстѣ, гдѣ прилегаетъ *ganglion acusticum*, приподнимается въ видѣ бугорка или, лучше сказать, въ видѣ небольшаго валика, вершина котораго приходится на уровнѣ краевъ слуховой ямки (Табл. IV, *fig. 10* и *11, e, e'*). Валикъ этотъ представляетъ вмѣстѣ съ тѣмъ наибольшую толщину эпидермическаго слоя, которая достигаетъ до 40 μ, тогда какъ въ другихъ частяхъ слуховой ямки она не превышаетъ 25 μ [1]).

Направляясь книзу и слѣдуя за *facialis*, валикъ этотъ по-

[1]) Разница въ толщинѣ эпидермическаго слоя зависитъ въ значительной мѣрѣ отъ обработки. Въ данномъ случаѣ, послѣ азотной кислоты, эпидермъ сохранился невполнѣ удовлетворительно, и толщина его на препаратахъ навѣрное менѣе дѣйствительной. Приводимыя цифры имѣютъ лишь сравнительное значеніе для различныхъ частей тѣла этого эмбріона.

степенно переходитъ въ эпидермическое утолщеніе гіоидной дуги (Табл. IV, *fig. 12, 2a*).

Верхній край этого утолщенія простирается впередъ надъ первой висцеральной щелью, а задній находится въ непрерывной связи съ общимъ жабернымъ утолщеніемъ, которое, обнявъ всю жаберную область, довольно рѣзко выдѣляется изъ значительно болѣе тонкаго общаго эпидермическаго покрова (*fig. 11—13, c*).

Средняя толщина жабернаго утолщенія достигаетъ до 20 μ, тогда какъ толщина эпидерма общихъ покрововъ около 7 μ. Все жаберное утолщеніе тянется на протяженіи до 780 μ. Утолщеніе гіоидной дуги является по прежнему болѣе значительнымъ (до 25 μ.) и занимаетъ протяженіе до 180 μ; оно отличается не только мощностью, но отдѣляется отъ прочаго жабернаго отдѣла неглубокой бороздой. Въ остальной области едва замѣтны разграниченія соотвѣтственно висцеральнымъ дугамъ, третьей и четвертой. Эпидермъ ихъ однако не выдѣляется изъ общаго эпидермическаго утолщенія. Задній конецъ жабернаго утолщенія, какъ и прежде, поднимается кверху до ушной ямки и значительно (приблизительно на разстояніи до 400 μ отъ края ушной ямки) простирается назадъ на уровнѣ хорды, сохраняя толщину 15—20 μ; онъ образуетъ *боковой* отдѣлъ (*fig. 10, c*).

Въ общемъ, слѣдовательно, уже въ началѣ стадіи *K* мы наблюдаемъ значительную дифференцировку слухожабернаго утолщенія: полное обособленіе слуховой ямки, болѣе замѣтное расчлененіе жабернаго отдѣла и намекъ на обособленіе боковаго отдѣла, за слуховой ямкой, и передняго, надъ первой висцеральной щелью.

У эмбріона того же ската на 22-й день (*Raja sp?* 8 mm. Табл. I, *fig. 5*) только что указанная дифференцировка выступаетъ съ большею ясностію и идетъ дальше. Слуховая ямка рѣзко отличается своимъ гистологическимъ характеромъ отъ близь лежащаго эпидерма (Табл. III, *fig. 3—8*). Толщина ея стѣнокъ въ средней части до 60 μ, а по краямъ, на границѣ съ общими покровами, до 40 μ (*fig. 6*), тогда какъ толщина

эпидермическаго покрова тутъ же 8—10 μ. Въ общемъ стѣнки слуховой ямки или, какъ здѣсь будетъ уже умѣстно сказать, *слуховаго пузыря* (*fig.* 3 и 7) почти равняются въ толщинѣ стѣнкамъ первной трубки на томъ же уровнѣ и разъ въ пять превосходятъ толщину общаго эпидермическаго покрова.

Характеръ послѣдняго остается по прежнему очень простымъ. Покровъ этотъ состоитъ изъ одного слоя кубовидныхъ клѣтокъ, которыя въ болѣе толстыхъ мѣстахъ дѣлаются цилиндрическими. Въ стѣнкахъ же слуховаго пузыря можно видѣть по крайней мѣрѣ три слоя, изъ которыхъ внутренній, т. е. обращенный въ полость пузыря, состоитъ изъ цилиндровидныхъ элементовъ. Ядра въ этихъ клѣткахъ занимаютъ конецъ, удаленный отъ поверхности, и очень часто представляютъ каріокинетическія фигуры. Снизу и сзади стѣнки слуховаго пузыря переходятъ въ жаберное и боковое утолщенія. Переходъ въ первое ясно виденъ на уровнѣ второй висцеральной дужки (Табл. III, *fig.* 6), а во второе, лежащее главнымъ образомъ на уровнѣ хорды и тѣсно связанное съ жабернымъ,— надъ зачаткомъ *n. glossopharyngei* (Табл. III, *fig.* 7 и 8). Въ жаберной области, кромѣ раньше указаннаго специальнаго утолщенія гіоидной дуги, обособляется на уровнѣ задняго конца верхняго края второй висцеральной щели подобное же утолщеніе третьей висцеральной дуги, къ которому подходитъ *n. glossopharyngeus* (*fig.* 9, *br*); равно какъ за третьей висцеральной щелью выдѣляется утолщеніе четвертой висцеральной дуги, къ которому подходитъ первая вѣтвь *n. vagi* (*fig.* 12, *br*). Подобное же утолщеніе пятой висцеральной дуги (*fig.* 15, br_3) выражено значительно слабѣе: тогда какъ на первыхъ трехъ дужкахъ утолщенія достигаютъ въ толщину 25 μ, здѣсь оно едва 20 μ и, постепенно дѣлаясь тоньше, простирается до заднихъ предѣловъ жабернаго отдѣла (*fig.* 16, *br*). Между этими утолщеніями эпидермъ не болѣе 15—10 μ въ толщину, которая все таки значительнѣе, чѣмъ въ общихъ покровахъ.

Изъ приведеннаго описанія ясно такимъ образомъ, что жаберный отдѣлъ эпидермическаго утолщенія на изучаемомъ

эмбріонѣ значительно дифференцированъ. Занимая вообще всю жаберную область, онъ представляетъ участки, болѣе обособленные на каждой жаберной дугѣ. Участки эти, съ одной стороны, находятся почти въ непрерывной связи другъ съ другомъ, а съ другой—являются связанными съ боковымъ утолщеніемъ, простирающимся надъ ними. Здѣсь мы впервые получаемъ право говорить объ отдѣльныхъ *жаберныхъ утолщеніяхъ.*

Гистологическій характеръ этихъ утолщеній всюду остается постояннымъ: они состоятъ изъ однослойнаго и рѣдко двуслойнаго цилиндрическаго эпителія съ овальными ядрами. Измѣненія въ толщинѣ зависятъ исключительно отъ вышины эпителіальныхъ клѣтокъ. Спереди границы общаго жабернаго утолщенія не опредѣляются непосредственно первой висцеральной щелью; надъ верхнимъ концомъ ея, начинаясь отъ утолщенія первой жаберной дуги, тянется узкая полоска утолщеннаго эпидерма и переднимъ своимъ концомъ, дѣлаясь постепенно тоньше, достигаетъ области *trigemini.*

Самый передній конецъ этого утолщенія виденъ на разрѣзѣ, проходящемъ чрезъ переднюю границу ротоваго отверстія. Здѣсь оно не толще 10 μ, но уже ясно обособлено какъ отъ окружающаго эпидерма, такъ и отъ сосѣдняго утолщенія *trigemini* на мандибулярной дугѣ. Какъ разъ на границѣ между ними вдается передній конецъ первой висцеральной щели. Въ томъ мѣстѣ, гдѣ эта щель приходитъ въ соприкосновеніи съ наружнымъ эпидермомъ, нижняя граница этого утолщенія опредѣляется рѣзко (Табл. III, *fig. 2*, *br*). Ширина его здѣсь до 80 μ, а толщина до 20 μ. Далѣе назадъ оно немного расширяется и сливается съ утолщеніемъ гіоидной дуги.

Такимъ образомъ здѣсь является обособленной та часть общаго жабернаго утолщенія, которая, какъ увидимъ далѣе, дастъ начало боковымъ органамъ головы; назовемъ ее *переднимъ* отдѣломъ.

У *Pristiurus melanostomus* въ 4,5mm (Табл. VII, *fig. 31*) расчлененіе слухожабернаго утолщенія находится приблизительно на той же степени, какъ это только что представлено. Изъ поперечныхъ разрѣзовъ (Табл. V, *fig. 3—10*) легко въ этомъ убѣдиться;

все утолщенiе выступаетъ рѣзко; но указанные выше отдѣлы его недостаточно обособлены. Начало передняго видно на *fig. 3*, гiоидное—на *fig. 4* и *5*, первое жаберное—на *fig. 7*, второе—на *fig. 9* и боковое на *fig. 10*; въ послѣднемъ пока заключаются и элементы третьяго жабернаго утолщенія. Дальше назадъ боковое и жаберное утолщенія нераздѣльны. Слуховая ямка (*fig. 5* и *6*, *au*) выдѣляется толщиной своей стѣнки, которая снизу переходитъ въ утолщенiе гiоидной дуги (*fig. 5*), а сзади—въ боковое утолщенiе (*fig. 7*, *a*). Взаимныя отношенія между отдѣлами жабернаго утолщенія и слуховой ямкой хорошо опредѣляются на горизонтальныхъ разрѣзахъ (Табл. V, *fig. 11—13*); характеръ боковаго отдѣла представленъ на *fig. 13*, *b'''*.

Подобная картина рисуется и изъ изученія эмбріона *Rajae clavatae* на 16-й день (Табл. VII, *fig. 29*). Отношенія слуховой ямки къ гiоидному утолщенію у него можно видѣть на *fig. 18*, Табл. III.

Шагъ впередъ дѣлаетъ эмбріонъ *Rajae sp?* въ 9mm (Таб. VII, *fig. 30*); у него прежде всего нужно отмѣтить обособленіе слуховаго пузыря. Небольшое отверстіе послѣдняго находится въ верхней его части и направлено кверху и назадъ; оно представляетъ кругъ съ діаметромъ въ 80 μ; продольный діаметръ слуховаго пузыря до 290 μ, а поперечный въ горизонтальномъ сѣченіи до 175 μ, при толщинѣ стѣнокъ до 40 μ. Задній край слуховаго отверстія снизу переходитъ въ утолщеніе эпидерма, которое еще связываетъ его съ боковымъ и жабернымъ утолщеніями (Табл. IV, *fig. 14* и *15*). Первое изъ нихъ лежитъ теперь, въ силу разростанія жаберной области, надъ вторымъ, расчлененнымъ въ выше указанномъ порядкѣ. Развитіе передняго отдѣла здѣсь мало подвинулось впередъ.

За полнымъ обособленіемъ слуховаго пузыря мы дальше будемъ имѣть въ виду исключительно жаберное и боковое утолщеніе.

Въ послѣдующемъ развитіи у *Raja clavata*, на 21-й и 22-й день, около 11 mm, ушной пузырь еще болѣе является обособленнымъ (Табл. I, *fig. 6* и *7*); онъ дѣлается значительно боль-

ше въ размѣрахъ, опускается на уровень хорды; отъ него обособляется *ductus endolymphaticus*.

Передній отдѣлъ выступаетъ болѣе опредѣленно, въ видѣ утолщенія надъ *spiraculum*, до области *n. trigemini*. Все же утолщеніе гіоидной дуги, расширяясь значительно въ томъ мѣстѣ, гдѣ прилегаетъ къ нему *ramus hyoideus*, достигаетъ здѣсь большей толщины и распространяется книзу, по заднему краю *spiraculi*, и назадъ, по наружной поверхности гіоидной дужки (Табл. IV, *fig. 24, 28*).

Надъ второй висцеральной щелью утолщеніе это продолжается назадъ въ видѣ узенькой строчки, довольно рѣзко выдѣляющейся изъ окружающаго эпителія. Строчка эта связуетъ жаберное утолщеніе гіоидной дужки съ таковымъ же третьей висцеральной (*fig. 23, 29*). Это послѣднее менѣе значительно, чѣмъ первое, и яснѣе всего выражено по заднему верхнему краю второй висцеральной щели (*fig. 20, 30*), гдѣ приходитъ съ нимъ въ соприкосновеніе *n. glossopharyngeus*. Полосой, болѣе широкой и менѣе опредѣленнаго характера, направляется оно назадъ, надъ третьей висцеральной щелью и связывается такимъ образомъ съ остальными отдѣлами жабернаго утолщенія (Табл. IV, *fig. 16, 31*).

За третьей висцеральной щелью, на четвертой висцеральной дужкѣ, гдѣ приходитъ въ соприкосновеніе съ нимъ первая вѣтвь *n. vagi* (*fig. 32*), утолщеніе идетъ широкой полосой назадъ, почти прерывается надъ четвертой висцеральной щелью, за которою вновь расширяется въ утолщеніе пятой висцеральной дуги (*fig. 33*); послѣднее, значительно распространяясь кверху и назадъ на шестую дужку, переходитъ непосредственно въ тотъ отдѣлъ, который мы выше назвали боковымъ (Табл. IV, *fig. 34*). Послѣдній по прежнему остается еще въ связи съ общимъ жабернымъ утолщеніемъ.

Эмбріонъ ската на 26-й день развитія (*Raja sp?* Табл. I, *fig. 8*) сравнительно съ только что изученными эмбріонами *Rajae clavatae* недалеко ушелъ впередъ; нѣсколько больше развитъ *ductus endolymphaticus*.

Передній отдѣлъ жабернаго утолщенія получаетъ въ своей

верхней части бо́льшее развитіе: онъ простирается впередъ (Табл. IV, *fig. 37, c'*) до тройничнаго нерва и опускается передъ *spiraculum* на мандибулярную дугу. Въ жаберномъ отдѣлѣ выдѣляются утолщенія третьей, четвертой и пятой висцеральныхъ дугъ. Связь ихъ между собою однако не прерывается. Задній отдѣлъ жабернаго утолщенія остается пока невполнѣ дифференцированнымъ (Табл, IV, *fig. 35—37*).

Боковой отдѣлъ, по прежнему еще соединяясь съ нимъ, получаетъ болѣе опредѣленный характеръ на уровнѣ хорды (*fig. 36, c*).

Сходенъ по степени развитія съ послѣднимъ эмбріономъ ската зародышъ акулы *Pristiurus melanostomus* въ 8 mm (Табл. VII, *fig. 33*). На косотангенціальныхъ разрѣзахъ его (Таб. V, *fig. 17—22*) видны жаберныя утолщенія и боковой отдѣлъ (Табл. V, *fig. 17, b''*). Послѣдній слегка начинаетъ обособляться сверху отъ задней части общаго жабернаго утолщенія за второй вѣтвью блуждающаго нерва (*fig. 19, b*); задній и верхній край его слегка приподымаются, при чемъ утолщенный эпидермъ его рѣзко выдѣляется изъ кожнаго покрова (*fig. 17* и *18*).

Дальнѣйшее расчлененіе жабернаго утолщенія и развитіе передняго и боковаго отдѣловъ изучено было преимущественно на эмбріонахъ *Acanthias vulgaris* (Табл. I, *fig. 9—12*). Первоначально наименьшіе изъ бывшихъ въ моемъ распоряженіи эмбріоновъ этой акулы были въ 14 mm; степень ихъ развитія очень близка къ только что описанному *Pristiurus*, а потому изложеніе впредь въ общемъ не утратитъ послѣдовательности, и переходъ къ другой формѣ можетъ быть сдѣланъ безъ потери промежуточныхъ стадій. Позже я имѣлъ и болѣе юныхъ *Acanthias* (отъ 6 mm); характеръ развитія жабернаго утолщенія у нихъ оказался тождественнымъ съ представленнымъ нами у скатовъ.

У эмбріоновъ въ 14 mm (Табл. I, *fig. 9*) передній отдѣлъ жабернаго утолщенія не только замѣтно обособляется, но обнаруживаетъ и первые признаки позже наступающаго расчлененія. Вмѣстѣ съ выдѣленіемъ утолщеній отдѣльныхъ жабер-

ныхъ дугъ наблюдаются первые признаки самостоятельнаго развитія боковаго отдѣла.

Въ переднемъ отдѣлѣ часть его надъ *spiraculum* является замѣтно обособленной отъ утолщенія гіоидной дуги. Кромѣ того, въ ней замѣчается расчлененіе на горизонтальную строчку, тянущуюся впередъ до *n. trigeminus*, и, почти подъ прямымъ угломъ къ ней, другую, заходящую на мандибулярную дугу. Такое расчлененіе на строчки соотвѣтствуетъ дальнѣйшему росту лежащихъ подъ ними нервовъ (*portio facialis ophthalmici superficialis* и *ramus buccalis*) и представляетъ, какъ будетъ видно далѣе, первые зачатки такъ называемыхъ слизистыхъ каналовъ головы, над- и подглазничнаго, хотя характеръ каналовъ здѣсь пока ни въ чемъ не сказывается. Сравнивъ такимъ образомъ выраженный здѣсь передній отдѣлъ жабернаго утолщенія съ тѣмъ, что наблюдалось у *Raja*, мы ясно видимъ въ только что представленной картинѣ ближайшую степень дальнѣйшей дифференцировки, ведущей къ развитію слизистыхъ каналовъ.

Зачатки этихъ послѣднихъ являются уже самостоятельными, но первичная связь ихъ съ утолщеніемъ гіоидной дуги не подлежитъ сомнѣнію. Послѣднее тянется по заднему краю *spiraculi*, и между нимъ и утолщеніемъ третьей висцеральной дуги теперь широкій промежутокъ, въ который отчасти вклинивается слуховой пузырь.

Въ жаберной области, помимо расчлененія на отдѣлы соотвѣтственно жабернымъ дугамъ, мы замѣчаемъ обособленіе отдѣльныхъ утолщеній надъ жаберными щелями, на уровнѣ хорды; они обособлены вполнѣ или отчасти надъ первой, второй и третьей жаберными щелями, соотвѣтственно третьей, четвертой и пятой висцеральнымъ дугамъ. Находясь между собою въ связи при посредствѣ утолщеннаго эпителія въ промежуткахъ, они такимъ же образомъ сохраняютъ связь и съ утолщеніями, лежащими по верхнимъ и переднимъ краямъ соотвѣтствующихъ жаберныхъ дугъ, куда направляются *glossopharyngeus*, первая и вторая жаберныя вѣтви *vagi*. Послѣднее изъ этихъ утолщеній, т. е. соотвѣтствующее третьей жаберной дугѣ, выдѣляется меньше другихъ и связуется съ боко-

вымъ отдѣломъ, который въ заднемъ концѣ получаетъ самостоятельное развитіе.

Появленіе отдѣльныхъ утолщеній на уровнѣ хорды представляетъ важный шагъ въ развитіи боковыхъ органовъ. До сихъ поръ мы говорили о различныхъ отдѣлахъ жабернаго утолщенія; эти же утолщенія занимаютъ мѣсто надъ жабернымъ отдѣломъ и въ дальнѣйшемъ развитіи прямаго отношенія къ нему не имѣютъ. Лежатъ они, какъ и раньше отмѣченные отдѣлы жаберныхъ дугъ, надъ нервами и вступаютъ въ тѣсную съ ними связь. Вмѣстѣ съ тѣмъ несомнѣнно, что они обособляются отъ тѣхъ утолщеній жаберныхъ дугъ, непосредственно надъ которыми они появляются, и, если въ данномъ случаѣ утолщеніе надъ языкоглоточнымъ нервомъ кажется самостоятельнымъ, то надъ второй жаберной вѣтвью блуждающаго нерва оно еще тѣсно связуется съ мало расчлененнымъ заднимъ концомъ общаго жабернаго утолщенія. Утолщенія жаберныхъ дугъ, отъ которыхъ такимъ образомъ сверху отдѣляются наджаберныя, въ дальнѣйшемъ развитіи имѣютъ другую судьбу, и, чтобъ не смѣшивать оба образованія, мы пріурочимъ названіе *жаберныхъ* органовъ первымъ, тогда какъ вторыя, имѣя одну судьбу съ выше описаннымъ переднимъ отдѣломъ и боковымъ, войдутъ въ систему *боковыхъ* органовъ.

На горизонтальномъ разрѣзѣ чрезъ описываемаго эмбріона (Табл. V, *fig. 23*), одинъ край котораго прошелъ на уровнѣ хорды, а другой по верхней границѣ жаберныхъ щелей (Табл. I, *fig. 9*), справа мы видимъ горизонтальную часть передняго (головнаго) отдѣла боковыхъ органовъ b' и жаберный органъ третьей висцеральной дуги (безъ обозначенія); слѣва же: зачатокъ боковыхъ органовъ надъ *glossopharyngeus*—b'', надъ первой вѣтвью *vagi*—b''' и общую часть для жаберныхъ и боковыхъ органовъ за четвертой висцеральной щелью.

Находясь непосредственно надъ невполнѣ расчлененнымъ гангліемъ *vagi*, боковой отдѣлъ сверху ограничивается валикомъ, эпидермъ котораго въ нѣсколько разъ превышаетъ свою

толщиною эпидермъ общихъ покрововъ. Валикъ косо направляется за предѣлы жаберной области; по его краю снизу тянется зачатокъ боковаго нерва, а его утолщенный эпидермъ и есть первичный зачатокъ боковой линіи.

У описываемаго эмбріона, такимъ образомъ, мы можемъ говорить о двухъ различныхъ системахъ эмбріональныхъ органовъ, которые стоятъ въ тѣсной связи съ производными группъ лицеваго и блуждающаго нервовъ, и которые, подобно слуховому пузырю, выдѣляются изъ общаго эпидермическаго жабернаго утолщенія. Изъ нихъ болѣе широкое развитіе получаютъ боковые органы: они представлены зачатками над- и подглазничнаго слизистыхъ каналовъ, отдѣльными островками на уровнѣ хорды надъ языкоглоточнымъ и первыми вѣтвями блуждающаго нервовъ, равно какъ зачаткомъ боковой линіи. Жаберные органы обособились пока позади и сверху *spiraculi* и трехъ жаберныхъ щелей. Выдѣленіе изъ общаго эпидермическаго утолщенія боковыхъ и жаберныхъ органовъ въ общихъ чертахъ и безъ рѣзкаго разграниченія было указано нами въ предварительномъ сообщеніи (56; стр. 15—17); недавно разница между тѣми и другими была установлена Фроріепомъ (44; S. 60), заслуга котораго главнымъ образомъ заключается въ томъ, что онъ указалъ на послѣдующую судьбу жаберныхъ органовъ.

Дальнѣйшее развитіе намѣченныхъ нами отношеній у *Acanthias* совершается довольно медленно. Оно заключается въ обособленіи жаберныхъ органовъ на заднихъ жаберныхъ дугахъ и въ ростѣ какъ передняго, такъ и боковаго отдѣловъ боковыхъ органовъ. Для сравненія изучимъ эмбріонъ въ 19 mm (Табл. I, *fig. 10*). Съ внѣшней стороны видно уже, насколько подвинулись впередъ зачатки над- и подглазничнаго слизистыхъ каналовъ. Послѣдній имѣетъ большее протяженіе, что вполнѣ соотвѣтствуетъ тому обстоятельству, что *ramus buccalis* относительно *ophthalmicus superficialis p. facialis* играетъ первенствующую роль. Оба зачатка, сходясь вмѣстѣ надъ ганглiями названныхъ нервовъ, приняли характеръ эпидерми-

ческихъ валиковъ, которые на периферическомъ концѣ слегка расширяются.

Утолщеніе на гіоидной дугѣ, по задней стѣнкѣ *spiraculi*, стоитъ внѣ связи съ описанными зачатками и, видимо, образуетъ жаберный органъ.

Вслѣдствіе развитія передняго отдѣла головы *spiraculum* подвигается впередъ и кверху, а слуховой пузырь опускается ниже, къ гіоидной дугѣ; результатомъ этого является большее обособленіе собственно жабернаго отдѣла и раздѣленіе образованій, раньше тѣсно другъ съ другомъ связанныхъ; такъ прерывается связь между эпидермическими утолщеніями группъ *facialis* и *vagi*.

Зачатки боковыхъ органовъ надъ языкоглоточнымъ нервомъ и тремя вѣтвями блуждающаго обособляются отъ соотвѣтствующихъ имъ жаберныхъ органовъ, которые занимаютъ мѣста по верхнимъ и заднимъ краямъ жаберныхъ щелей. Что касается задняго отдѣла *vagi*, то надъ нимъ утолщеніе сохраняетъ первичный характеръ и переходитъ въ нижній край боковаго. Послѣднее дѣлается болѣе самостоятельнымъ на уровнѣ хорды, немного выше жаберной области. Описанный здѣсь выше валикъ измѣнилъ свой характеръ: верхняя граница его спереди сгладилась; онъ отодвинулся значительно назадъ; задняя граница его опредѣляется полукруговой складкой, приподнимающейся надъ кожей. Во всей области валика эпидермъ его весьма значительной толщины и тѣсно связанъ съ системой *r. lateralis*; онъ собственно и представляетъ первичную боковую линію.

Изъ разрѣзовъ черезъ изучаемаго зародыша можно прибавить слѣдующія подробности. Зачатки над- и подглазничнаго слизистыхъ каналовъ имѣютъ характеръ валиковъ, выступающихъ наружу, лишь надъ нервами; надъ гангліями послѣднихъ они переходятъ въ болѣе широкое утолщеніе. Нервы каждаго зачатка лежатъ въ толщѣ эпидерма и теряются, не доходя до периферическаго конца валика, который дѣлается здѣсь болѣе полулуннымъ, а подъ глазомъ постепенно переходитъ въ утолщенный эпидермъ челюстной дуги.

Передняя и наружная поверхность гіоидной дуги также обладаетъ утолщеннымъ эпидермомъ, изъ котораго сверху выдѣляется вышеупомянутое жаберное утолщеніе, и съ которымъ снизу снова вступаетъ въ связь вѣтвь *rami hyoidei*. Это совершается подъ первой висцеральной щелью, гдѣ покровы гіоидной дуги непосредственно переходятъ въ покровы челюстной. Упомянутая вѣтвь *r. hyoidei* — извѣстный намъ *r. mandibularis externus*, а утолщеніе эпидерма, съ которымъ онъ вступаетъ въ связь, представляетъ зачатокъ челюстнаго отдѣла боковыхъ органовъ. Онъ не получилъ еще опредѣленнаго характера и потому не могъ быть легко замѣченъ при наблюденіи in toto.

За ушнымъ пузыремъ, соотвѣтственно каждой висцеральной дугѣ, мы имѣемъ дѣло съ жабернымъ органомъ и съ отдѣлившимся, или отдѣляющимся отъ него участкомъ боковыхъ органовъ. Это раздѣленіе совпадаетъ съ вышеописаннымъ двойнымъ соединеніемъ съ эпидермомъ первовъ группы блуждающаго нерва, которое въ свою очередь связано съ образованіемъ наджаберныхъ вѣтвей (*rami dorsales* Ванъ-Вейе), относящихся къ системѣ боковаго нерва.

Наиболѣе зачатокъ боковыхъ органовъ обособленъ въ области *n. glossopharyngei*, какъ это видно изъ разрѣза, взятаго тотчасъ за ушнымъ пузыремъ. Жаберный органъ только частію лежитъ снаружи, частію же онъ перемѣстился внутрь на заднюю стѣнку первой жаберной щели; сверху онъ ограниченъ неглубокой бороздкой, выстланной болѣе тонкимъ эпидермомъ; тотчасъ надъ бороздкой въ связи съ наджаберной вѣтвью лежитъ дисковидное утолщеніе боковыхъ органовъ. Эти отношенія отчасти видны на *fig. 30*, Табл. V; разрѣзъ, изображенный здѣсь, прошелъ за языкоглоточнымъ нервомъ, и потому отъ соотвѣтствующихъ ему органовъ захвачены только задніе края: *b*— боковаго и при *IX*— жабернаго.

Надъ жаберными вѣтвями *vagi* участки боковыхъ органовъ отдѣлены слабѣе, какъ это видно изъ *fig. 31*, Табл. V. Здѣсь также видна бороздка между жабернымъ органомъ и зачаткомъ боковыхъ (справа, надъ X_1), но эпителій ея мало вы-

дѣляется отъ сосѣдняго утолщенія. Такія же отношенія существуютъ и надъ второй и третьей жаберной вѣтвями *vagi*. На *fig. 33*, Табл. V, (*Xg*, справа) мы видимъ образованіе жабернаго органа четвертой жаберной щели; бороздка, ограничивающая его сверху, незначительна; соотвѣтствующій ему участокъ боковыхъ органовъ кверху и назадъ постепенно переходитъ въ боковое утолщеніе, которое широкой и мощной полосой лежитъ надъ пятой жаберной щелью (Табл. V, *fig. 34*, *ll*, справа). Здѣсь собственно начинается боковая линія; утолщенный эпидермъ, её образующій, сверху приподымается валикомъ (Табл. V, *33—35*, *ll*), а въ толщѣ его залегаютъ волокна боковаго нерва; снизу онъ постепенно переходитъ въ задній отдѣлъ жабернаго утолщенія (*fig. 35*). Конецъ боковой линіи, которая едва заходитъ за предѣлы жаберной области, обособляется и снизу, а утолщенный выше валикъ превращается въ складку, заключающую все образованіе (Табл. V, *fig. 36* и *37*, *ll*).

Сходную степень развитія боковыхъ органовъ можно наблюдать у *Pristiurus melanostomus* въ 11,5 mm (Табл. VII, *fig. 34*).

Съ образованіемъ боковой линіи дальнѣйшее развитіе боковыхъ органовъ идетъ быстрѣе, и у эмбріоновъ *Acanthias* въ 22—23 mm (Табл. I, *fig. 11* и *12*) можно видѣть ихъ представленными во всѣхъ главныхъ отдѣлахъ. На *fig. 11*, Табл. V, указанныя выше (*fig. 10*) отношенія выражены яснѣе. Зачатокъ надглазничнаго канала изгибается дугой и обхватываетъ глазъ сверху, достигая до уровня передняго мозга; зачатокъ подглазничнаго, также изогнутый дугообразно, теряется концомъ снизу на верхнечелюстной дугѣ. Нижнечелюстной отдѣлъ боковыхъ органовъ (по ходу *mandibularis externi*) принялъ въ свою очередь форму эпидермическаго валика, который переходитъ съ гіоидной дуги на челюстную. За ушнымъ пузыремъ система боковыхъ органовъ также приняла характеръ валиковъ (или строчекъ) даже въ тѣхъ отдѣлахъ, которые раньше не были вполнѣ обособлены. Такъ, за ушнымъ пузыремъ мы видимъ двѣ почти параллельныхъ строчки, направляющихся впередъ и къ спинѣ отъ пунктовъ, гдѣ прежде были указаны утолще-

нія надъ первой и второй жаберными щелями; строчки эти слѣдуютъ за наджаберными вѣточками (*rami dorsales s. supratemporales* авторовъ) *glossopharyngei* (*a*) и первой вѣтви *vagi* (*b*). Назадъ отъ нихъ, ближе къ спинѣ, уклоняется также коротенькая строчка, слѣдующая за наджаберной вѣточкой второй вѣтви *vagi* (*c*); она очевидно разрослась изъ утолщенія, которое было указано надъ третьей жаберной щелью, и которое вмѣстѣ съ другими отдѣлами боковыхъ органовъ относительно переместилось кверху и впередъ вслѣдствіе развитія жаберныхъ дугъ. Подъ этой строчкой начинается уже собственно боковая линія (*l l*), которая достигаетъ до спиннаго плавника и сзади ограничивается ясно выраженной глубокой эпидермической складкой. Въ переднемъ концѣ, надъ жаберными дугами, она широка и непосредственно подъ только что описанной строчкой соотвѣтствуетъ тому неясно выраженному утолщенію, которое было отмѣчено надъ четвертой жаберной щелью. Собственно боковая линія, слѣдовательно, соотвѣтствуетъ разросшимся въ одномъ направленіи боковымъ органамъ, отдѣлившимся отъ заднихъ жаберныхъ органовъ.

Что касается этихъ послѣднихъ, то они, оставаясь по верхнимъ краямъ висцеральныхъ щелей, слегка перемѣстились внутрь и снаружи не вездѣ хорошо доступны наблюденію; отъ соотвѣтствующихъ имъ боковыхъ органовъ они удалены, и съ этого момента между ними нѣтъ уже ничего общаго.

У другого эмбріона приблизительно тѣхъ же размѣровъ (Табл. I, *fig. 12*) развитіе боковыхъ органовъ пошло еще дальше. При наблюденіи in toto можно видѣть, что над- и подглазничный слизистые каналы, будучи выражены очень рѣзко, полудугами обхватываютъ глазъ. Первый изъ нихъ почти достигаетъ своимъ концомъ обонятельной ямки; второй приближается къ тому же пункту снизу. Въ центральномъ концѣ они разобщены и начинаются тотчасъ у глаза; на мѣстѣ же первоначально общей ихъ части, надъ *spiraculum*, наблюдается горизонтальная строчка, которая соотвѣтствуетъ вышеописанной наджаберной вѣточкѣ отъ *r. buccalis* [1]). Челюстной каналъ

---

[1]) На стр. 107 она описана впервые у эмбріона въ 27 mm, но, не-

также выдѣляется рѣзко и раздвояется, какъ это показано на рисункѣ (*d'*). Такой видъ имѣетъ весь передній головной отдѣлъ боковыхъ органовъ; ушной пузырь и сильно развитая теперь жаберная область отдѣляютъ его отъ заднихъ (темяннаго, затылочнаго и туловищнаго) отдѣловъ, которые представляютъ дальнѣйшее развитіе подробностей, указанныхъ на предъидущемъ эмбріонѣ (*fig. 11*).

Обѣ темянныхъ строчки (*a* и *b*) стали длиннѣе и подвинулись къ спинѣ. Коротенькая раньше строчка, соотвѣтствующая наджаберной вѣточкѣ второй вѣтви *vagi*, разрослась назадъ до заднихъ предѣловъ жаберной области (*c*). Собственно боковая линія, начинаясь надъ ней, тянется назадъ за спинной плавникъ, т. е. приблизительно на половину всего эмбріона (*l. l.*).

Периферическіе концы всѣхъ указанныхъ отдѣловъ, которые въ большинствѣ случаевъ приняли характеръ желобковъ, ограничиваются полулунными эпидермическими складками; послѣднія особенно рѣзко выражены у надглазничнаго канала и у верхняго боковаго (*c*). Собственно же боковой каналъ, представляя спереди лишь длинную и неглубокую бороздку, въ области спиннаго плавника дѣйствительно превращается въ каналъ. Произошло это такимъ образомъ, что упомянутая выше складка на концѣ его дѣлалась по мѣрѣ роста больше и глубже, пока не превратилась въ длинный мѣшокъ.

Жаберные органы съ внѣшней стороны становятся едва замѣтными, вслѣдствіе того что верхніе концы жаберныхъ дугъ приподымаются и закрываютъ жаберныя щели.

. . .

На разрѣзахъ характеръ боковыхъ органовъ сравнительно съ раньше описаннымъ нѣсколько измѣнился. Вмѣсто валиковъ, какъ это было замѣчено и при изученіи съ поверхности, мы имѣемъ дѣло съ желобками, дно которыхъ выстлано цилиндрическимъ эпителіемъ. Въ послѣднемъ можно отличить два рода элементовъ; одни — сходные съ эпителіемъ об-

---

сомнѣнно, существуетъ и у эмбріоновъ въ 22 mm, въ чемъ я убѣдился при провѣркѣ; она представляетъ *ramus oticus* авторовъ.

щихъ покрововъ, другіе — болѣе интенсивно окрашивающіеся. Края желобковъ слегка приподымаются, а дно вдается въ подлежащую соединительную ткань, и здѣсь къ нему тѣсно прилегаетъ соотвѣтствующій нервъ.

На горизонтальныхъ разрѣзахъ легко убѣдиться, что желобокъ боковыхъ органовъ надъ гіоидной дугой (Табл. I, *fig. 12, e*) образовался въ зависимости отъ общаго утолщенія надъ гангліями группы *facialis*; здѣсь же ясна иннервація его наджаберной вѣточкой отъ *r. buccalis* (*r. oticus*).

Поперечные разрѣзы за ушнымъ пузыремъ показываютъ обособленіе перваго темяннаго желобка (*fig. 12, a*) надъ наджаберной вѣточкой *n. glossopharyngei*. На *fig. 19*, Табл. VII, изображено начало этой вѣточки, надъ заднимъ и нижнимъ концомъ (*l*) названнаго желобка, передній конецъ котораго замѣчается уже на сѣченіи чрезъ средину слуховаго пузыря. Здѣсь видна также начальная его связь съ жабернымъ органомъ (*br*). Второй темянной желобокъ (Табл. I, *fig. 12, b*) обнаруживаетъ совершенно такія же отношенія.

Между центральными, менѣе углубленными концами обоихъ темянныхъ желобковъ и направляющимися назадъ отдѣлами боковой линіи (*fig. 12; c, l. l.*) по верхней границѣ жаберной коробки эпителій утолщенъ. Отдѣлъ *c* въ началѣ очень широкъ, и на уровнѣ третьей вѣтви *vagi* верхній край его обособляется вмѣстѣ съ своей нервной вѣточкой, какъ самостоятельный валикъ, тогда какъ нижній вступаетъ въ соединеніе съ мало выраженной наджаберной вѣточкой третьей жаберной вѣтви *vagi*; у послѣдней, слѣдовательно, также есть свой отдѣлъ боковыхъ органовъ; онъ является тѣсно связаннымъ съ лежащимъ надъ нимъ отдѣломъ, и оба они направляются назадъ въ видѣ широкой и толстой эпителіальной пластинки, въ верхнемъ и нижнемъ валиками приподнятыхъ краяхъ которой залегаютъ волокна наджаберныхъ вѣточекъ второй и третьей вѣтви *vagi*.

На уровнѣ четвертой вѣтви блуждающаго нерва къ нижнему валику присоединяются мощные пучки волоконъ боковаго нерва; вся пластинка дѣлается шире; въ ней теперь три ро-

да волоконъ: ближе къ спинѣ—наджаберная вѣточка второй вѣтви *vagi*, въ срединѣ — третьей, а снизу — четвертой или собственно боковой нервъ; нижній край пластинки надъ нимъ утолщенъ значительнѣе.

За жаберной областью верхній край пластинки приподымается и заканчивается складочкой, а средина ея дѣлается тоньше; дальше назадъ тянется уже одна боковая линія.

Въ началѣ она имѣетъ видъ валика, выступающаго наружу и заключающаго въ себѣ толстый *r. lateralis*; въ послѣднемъ различаются сначала три раздѣльныхъ пучка волоконъ: наиболѣе значительный — снизу, самый слабый — ближе къ спинѣ; валикъ ограниченъ болѣе рѣзко по нижнему краю, а сверху постепенно переходитъ въ эпидермъ покрововъ. Нѣсколько кзади онъ дѣлается слабѣе и вдается внутрь, прилегая къ мускулатурѣ на уровнѣ хорды. Здѣсь онъ сохраняетъ свое положеніе до конца, передъ которымъ снова дѣлается шире, принимая сначала видъ пластинки, потомъ желобка и въ концѣ концовъ канала (Табл. VII, *fig. 20*).

Начало образованія послѣдняго видно уже на *fig. 11*, Табл. I, (*l. l.*). Въ данномъ случаѣ желобокъ превращается въ него такимъ образомъ, что, начиная съ задняго конца, края его сверху и снизу приподымаются, при чемъ въ образованіи происходящихъ отъ этого складокъ принимаютъ участіе оба слоя эпидерма. Складки растутъ надъ желобкомъ, пока не сойдутся по срединѣ, и желобокъ, получивъ покрышку, дѣлается каналомъ. Дно канала выстлано высокими цилиндрическими клѣтками, между нижними концами которыхъ виднѣются нервныя волокна (Табл. VII, *fig. 20*, *n*); покрышка, сначала тонкая, такъ что въ ней ясно можно различить только два ряда клѣтокъ, принадлежащихъ исключительно наружному слою эпидерма, по мѣрѣ приближенія къ заднему концу канала дѣлается толще (*fig. 20*, *ep'*); просвѣтъ канала съуживается; на самомъ концѣ его получается разрѣзъ чрезъ толстую эпидермическую складку, которою онъ и заключается (Табл. I, *fig. 12*, *c. l. l*), и въ которой нервныхъ волоконъ уже не наблюдается.

Изъ сдѣланнаго нами описанія ясно, что относительно способа образованія боковаго канала мы болѣе приближаемся къ Ванъ-Вейе, чѣмъ къ Бальфуру.

Что касается состава элементовъ боковой линіи, то до сихъ поръ въ образованіи ея принимаютъ участіе оба слоя эпидерма, и наружный, и внутренній; въ томъ и другомъ видны явленія митоза, значитъ и растутъ пока они совмѣстно; но главный матеріалъ для утолщенія даетъ несомнѣнно нижній слой, клѣтки котораго принимаютъ вытянутый цилиндрообразный характеръ; элементы верхняго слоя при этомъ вклиниваются между ихъ концами и, такъ сказать, смѣшиваются съ ними. Вотъ откуда получается тотъ однородный характеръ въ стѣнкѣ боковаго канала, который изображенъ на *fig. 20*, Табл. VII, и который отчасти опредѣляется и на *fig. 16* и *17* той же таблицы.

Въ дальнѣйшія гистологическія подробности не вхожу, такъ какъ это потребуетъ много мѣста. Мы впослѣдствіи еще коснемся гистогенеза боковыхъ органовъ селахій, такъ какъ вопросъ этотъ снова получаетъ большой теоретическій интересъ.

Намъ остается сказать нѣсколько словъ о томъ, что можно извлечь изъ разрѣзовъ относительно жаберныхъ органовъ, которые теперь для насъ имѣютъ второстепенный интересъ. Они являются въ числѣ шести паръ, соотвѣтственно числу висцеральныхъ щелей. *Ramus hyoideus, n. glossopharyngeus* и четыре вѣтви *vagi* передъ вступленіемъ въ соотвѣтствующую висцеральную дугу связуются съ жаберными органами своими гангліями (Табл. VII, *fig. 19*); позже эта связь прерывается снова. О характерѣ ея также будетъ сказано впослѣдствіи.

—

Изложенными фактами мы заканчиваемъ пока развитіе боковыхъ органовъ у селахій. Въ сравненіи съ распредѣленіемъ ихъ у взрослыхъ формъ, мы легко опредѣлимъ судьбу боковой линіи, над-, подглазничнаго и челюстнаго каналовъ описанныхъ нами эмбріоновъ: они разовьются окончательно въ одноименныя образованія. Что же касается до остальныхъ указанныхъ нами отдѣловъ боковыхъ органовъ (Табл. I, *fig. 12*; *a*, *b*, *c*, *e*), то будущая ихъ роль съ полной достовѣрностію мо-

жетъ быть указана только тогда, когда будетъ изучено дальнѣйшее развитіе ихъ. Одинъ изъ темянныхъ каналовъ (повидимому—*b*) образуетъ соединительную вѣтвь Меркеля (73; Tf. II, f. 6, 8, d), или затылочную Видерсгейма (62; fig. 281). Другой темянной (*a*) можетъ быть соотвѣтствуетъ затылочному Гармена (74), тогда какъ первый (*b*) по его терминологіи будетъ ушнымъ (aural). Послѣдній авторъ далъ весьма обширное изслѣдованіе боковыхъ каналовъ селахій и пытается установить новую для нихъ номенклатуру; къ сожалѣнію, она имѣетъ мало правъ на признаніе, такъ какъ не основана на развитіи.

Дѣлая выводы изъ приведенныхъ здѣсь наблюденій относительно первоначальнаго развитія боковыхъ органовъ у селахій, мы не только въ общихъ чертахъ находимъ въ нихъ подтвержденіе заключеній, сдѣланныхъ нами въ предварительномъ сообщеніи (56; стр. 17), но имѣемъ возможность ихъ нѣсколько дополнить. Они могутъ быть представлены въ слѣдующемъ видѣ:

1. По бокамъ головы существуетъ сначала общее слухожаберное утолщеніе эпидерма.

2. Средняя часть его, ближайшая къ спинному шву, надъ гіоидной дугой выдѣляется въ слуховую пластинку.

3. Съ превращеніемъ послѣдней въ слуховую ямку въ жаберномъ утолщеніи выдѣляются другъ за другомъ отдѣлы гіоидной и жаберныхъ дугъ въ послѣдовательномъ порядкѣ спереди назадъ.

4. Съ превращеніемъ слуховой ямки въ слуховой пузырь, помимо отдѣльныхъ жаберныхъ утолщеній на верхнихъ концахъ гіоидной и жаберныхъ дугъ, совершается выдѣленіе передняго отдѣла надъ первой висцеральной щелью (*spiraculum*) и боковаго отдѣла за ушнымъ пузыремъ надъ жаберной областью. Дальнѣйшее развитіе каждаго изъ названныхъ отдѣловъ находится въ тѣсной связи съ развитіемъ нервовъ, съ которыми они вступаютъ въ тѣсныя отношенія.

5. Передній отдѣлъ, обособившись отъ утолщенія гіо-

идной дуги, раздѣляется на двѣ эпидермическихъ строчки, которыя, разростаясь впередъ, обхватываютъ глазъ; изъ нихъ образуются впослѣдствіи над- и подглазничный слизистые каналы.

6. Въ связи съ общимъ утолщеніемъ передней и наружной поверхности гіоидной дуги въ нижнемъ концѣ ея образуется особое утолщеніе, которое, переходя подъ *spiraculum* на челюстную дугу, даетъ начало челюстному отдѣлу боковыхъ органовъ.

7. Каждое отдѣльное жаберное утолщеніе претерпѣваетъ дальнѣйшее расчлененіе. Въ мѣстѣ соприкосновенія съ нимъ ганглія соотвѣтствующаго нерва по верхнему и заднему краю висцеральной щели образуется жаберный органъ; съ каждаго боку ихъ развивается по шести.

8. Надъ каждымъ жабернымъ органомъ изъ верхней части жабернаго утолщенія на уровнѣ хорды обособляется въ видѣ строчки отдѣлъ боковыхъ органовъ; образованіе ихъ связано съ развитіемъ наджаберныхъ нервныхъ вѣточекъ.

9. Обособляющійся сначала слабо боковой отдѣлъ даетъ начало боковой линіи туловища. Въ составъ его проксимальной части входятъ три мало раздѣленныхъ зачатка боковыхъ органовъ, соотвѣтственно второй и слѣдующимъ вѣтвямъ блуждающаго нерва.

10. Система боковыхъ органовъ у изученныхъ селахій такимъ образомъ состоитъ первоначально изъ слѣдующихъ ясно обособленныхъ отдѣловъ: зачатковъ а) надглазничнаго, б) подглазничнаго и в) челюстнаго слизистыхъ каналовъ; участковъ надъ наджаберными вѣточками: г) *rami buccalis*, д) *n. glossopharyngei*, е) первой вѣтви *vagi* (два послѣднихъ образуютъ темянные каналы), ж) второй вѣтви *vagi*; наконецъ, з) собственно боковой линіи.

III.

1) Teleostei.

Въ предъидущихъ главахъ, у *Cyclostomi* и *Selachii*, начальное возникновеніе органовъ боковой линіи мы связали

съ общей дифференцировкой органовъ чувствъ. По отношенію къ костистымъ рыбамъ это также оказывается вполнѣ естественнымъ, и Гётте (75) по этому поводу высказался за существованіе у *Teleostei* особой *чувствительной пластинки*, которая, непосредственно переходя въ центральную нервную систему, не принадлежитъ ни къ ней, ни къ наружнымъ покровамъ, и изъ которой должны образоваться всѣ спеціальные органы чувствъ.

Не входя въ подробное разсмотрѣніе высказаннаго при этомъ Гётте взгляда на существованіе въ развитіи органовъ чувствъ серіальной гомологіи, я склоняюсь въ пользу его съ той точки зрѣнія, съ которой я разсматривалъ развитіе органовъ чувствъ у *Cyclostomi* (67).

Говоря объ органахъ чувствъ, Гётте не имѣлъ въ виду органовъ боковой линіи, но они несомнѣнно должны быть поставлены въ одну категорію съ высшими органами чувствъ, такъ какъ и у *Teleostei* они стоятъ въ непосредственной генетической связи съ органомъ слуха. Прямыхъ наблюденій надъ самыми начальными стадіями развитія боковыхъ органовъ у *Teleostei* нѣтъ,—наблюденія Бирда и Гоффмана, къ которымъ мы вернемся вслѣдъ за этимъ, относятся къ періоду, гдѣ первоначальный зачатокъ уже дифференцировался; приходится, слѣдовательно, отыскивать косвенныя указанія. Не углубляясь въ обширную литературу по развитію костистыхъ рыбъ, мы ограничимся тѣми указаніями, которыя найдемъ у Геннеги (24), одного изъ послѣднихъ изслѣдователей этой группы рыбъ. Этого немного, но для нашей цѣли будетъ вполнѣ достаточно.

Говоря о развитіи слуховаго пузыря (l. c. p. 547), Геннеги опредѣляетъ начало его еще въ стадію E въ видѣ двухъ небольшихъ углубленій (на уровнѣ третьей продольной бороздки въ нервной системѣ). На поперечныхъ разрѣзахъ на уровнѣ этихъ углубленій съ боковъ нервной системы наблюдаются утолщенія эпидермическаго слоя. Между этими утолщеніями и нервной пластинкой нѣтъ рѣзкой границы. Въ образованіи утолщеній наружный покровный слой эктодерма учас-

тія не принимаетъ. Позже, на стадіи G (l. c. ff. 100, 101), утолщенія эти безъ рѣзкихъ границъ занимаютъ боковыя области головы. Центральная часть ихъ постепенно углубляется внутрь въ видѣ сплошнаго зачатка и впослѣдствіи превращается въ слуховой пузырь. Периферическія части этого утолщенія очевидно имѣютъ другую судьбу, такъ какъ остаются еще за предѣлами слуховой ямки (l. c. f. 101, va). Въ стадію H, когда уже образовалась полость въ слуховомъ пузырѣ, на томъ же мѣстѣ наблюдается утолщеніе, которое Геннеги обозначаетъ, какъ боковую линію (l. c. f. 105, lt).

Только что изложенныя данныя непосредственно приводятъ насъ къ наблюденіямъ Бирда, о которыхъ мы упоминали выше (70). Согласно съ ними у *Salmo fario* органы чувствъ боковой линіи появляются въ видѣ шнура, отщепляющагося отъ эпибласта на уровнѣ хорды въ направленіи спереди назадъ тотчасъ позади слуховаго пузыря. Въ каждомъ сегментѣ тѣла названный шнуръ образуетъ утолщеніе, превращающееся въ сегментальный органъ чувствъ, тогда какъ болѣе тонкія части шнура, связующія названныя утолщенія, на разрѣзахъ скоро исчезаютъ; авторъ полагаетъ однакожъ, что связь между отдѣльными органами остается. Черезъ три мѣсяца послѣ выклевыванія органы боковой линіи исчезаютъ съ поверхности вслѣдствіе образованія каналовъ. Изъ этихъ данныхъ видно, во первыхъ, что Бирдъ имѣлъ дѣло только съ развитіемъ собственно боковой линіи, не затрагивая вопроса о возникновеніи боковыхъ органовъ головы, и во вторыхъ, что наблюденія его были произведены надъ эмбріонами того возраста, гдѣ зачатокъ боковой линіи является уже значительно дифференцированнымъ.

Бальфуръ въ свое время (1; S. 482) также наблюдалъ у только что вылупившихся изъ яица лососей линейное утолщеніе эпидерма на уровнѣ боковаго нерва, которое, по аналогіи съ фактами, подмѣченными имъ у *Selachii*, онъ основательно счелъ за образованіе, имѣющее отношеніе къ развитію боковой линіи.

Спеціально развитіемъ боковыхъ органовъ занимался Гоффманъ (34; S. 88). Наблюденія его относятся однакожъ

не столько къ начальному возникновенію этихъ образованій, сколько къ ихъ гистологической дифференцировкѣ. Онъ полагаетъ, что развитію ихъ предшествуетъ закладка *n. lateralis, n. vagi*. У очень юныхъ эмбріоновъ, у которыхъ *vagus* представляетъ еще спинной выростъ мозга, позади начала этого нерва Гоффманъ замѣтилъ съ боковъ утолщенія основнаго слоя эпидерма (Hornblatt), которыя, онъ полагаетъ, и представляютъ первые зачатки боковаго нерва; послѣдній растетъ спереди назадъ; конецъ его наростанія представляетъ утолщеніе основнаго слоя эпидерма значительной ширины и толщины (l. c. Taf. V, f. 23). Такое утолщеніе Гоффманъ описываетъ на мѣстѣ будущаго *septum intermusculare*. Кзади отъ него эпидермъ скоро принимаетъ нормальную толщину; спереди, дѣлаясь тоньше, онъ однакожъ сохраняетъ спеціальную дифференцировку въ видѣ полосы, въ которой клѣтки основнаго слоя интенсивнѣе окрашиваются и пріобрѣтаютъ форму, отличную отъ элементовъ окружающаго эпидерма. (Taf. V, f. 24). Ближе кпереди эти клѣтки, пріобрѣтая болѣе или менѣе округлую форму, лежатъ въ особыхъ пространствахъ (f. 25), окруженныхъ сверху покровными слоями эпидерма, съ боковъ—элементами основнаго слоя и снизу—перепонкой, прозрачной и лишенной ядеръ. Еще ближе кпереди въ описываемомъ зачаткѣ наблюдаются фибриллы (ff. 26, 27), которыя и представляютъ собственно *ramus lateralis*; послѣдній затѣмъ опускается внутрь и лишь мѣстами связуется еще съ основнымъ слоемъ. Въ этихъ пунктахъ наблюдаются клѣтки, очень похожія на тѣ, изъ которыхъ образовался боковой нервъ; онѣ представляютъ зачатки чувствительныхъ бугорковъ, впослѣдствіи выступаютъ яснѣе и являются расположенными строго сегментально. Общій путь возникновенія ихъ представляется слѣдующимъ образомъ: на равномѣрныхъ разстояніяхъ клѣтки основнаго слоя кеглевидно удлиняются и тѣмъ выдѣляются изъ окружающихъ элементовъ, равно какъ и своей бо́льшей способностію къ окрашиванію. Существенное отличіе бугорковъ отъ боковаго нерва въ развитіи заключается по Гоффману въ томъ, что они закладываются сегментально, тогда какъ послѣдній являет-

ся раньше и въ видѣ непрерывнаго зачатка. Описанные сегментальные зачатки боковыхъ органовъ получаютъ вѣточки отъ ниже лежащаго боковаго нерва (f. 30). У эмбріоновъ, желтокъ которыхъ уже вполнѣ всосался, боковые органы лежатъ еще свободно наружу, но въ передней части въ значительной уже бороздѣ. Относительно боковыхъ органовъ головы Гоффманъ указываетъ только, что нервы этихъ органовъ возникаютъ точно такъ же, какъ и боковой нервъ.

Изъ сообщенныхъ имъ фактовъ для меня ясно, что онъ имѣлъ дѣло съ очень ранними стадіями развитія боковыхъ органовъ. Однакоже, подъ вліяніемъ представленія о дифференцировкѣ нервовъ въ эпидермѣ in loco, онъ истолковалъ свои наблюденія совсѣмъ иначе, чѣмъ представляется дѣло мнѣ. Несомнѣнно, что весь описанный имъ зачатокъ боковаго нерва есть собственно зачатокъ боковой линіи. Онъ въ развитіи своемъ представляетъ поразительное сходство съ описаннымъ выше зачаткомъ боковыхъ органовъ у *Selachii*, а характеръ его дальнѣйшихъ измѣненій вполнѣ тождественъ съ тѣмъ, что наблюдается у этой группы. Я имѣю въ виду еще вернуться къ взглядамъ Гоффмана на развитіе боковаго нерва, а теперь укажу только на то обстоятельство, что имъ очевидно пропущенъ былъ моментъ расчлененія общаго зачатка боковой линіи (или его боковаго нерва) на отдѣльные органы, возникновеніе которыхъ изъ его изложенія сводится на мѣстную сегментальную дифференцировку основнаго слоя эпидерма. Еслибы Гоффману удалось связать утолщенія эпидерма въ головѣ, имѣющія по его мнѣнію отношеніе къ развитію нервовъ боковыхъ органовъ головы, съ утолщеніемъ надъ блуждающимъ нервомъ, изъ котораго онъ производитъ боковой нервъ, то вопросъ объ единствѣ развитія боковыхъ органовъ и начальномъ ихъ возникновеніи у костистыхъ рыбъ былъ бы рѣшенъ въ положительномъ смыслѣ.

Личныя мои наблюденія надъ начальнымъ развитіемъ органовъ боковой линіи у *Teleostei* не обширны и относятся главнымъ образомъ къ эмбріонамъ окуня (*Perca fluviatilis*). Несмот-

ря на это, полученные мною факты даютъ мнѣ полное основаніе истолковать наблюденія Гоффмана и другихъ авторовъ въ вышеизложенномъ смыслѣ, т. е. такимъ образомъ, что и у этихъ рыбъ боковые органы закладываются первоначально однимъ общимъ зачаткомъ, расчленяющимся впослѣдствіи. Мало того, они закладываются совмѣстно съ органомъ слуха. Уже при наблюденіи in toto можно видѣть, какъ слуховая ямка нижнимъ краемъ переходитъ въ однородное утолщеніе, простирающееся впередъ и назадъ (Табл. VII, *fig. 35*, *au*).

На *fig. 18—21*, Табл. VI, представлена серія поперечныхъ разрѣзовъ эмбріона окуня очень ранняго развитія (около 3 mm длиной) съ невполнѣ еще обособившимся желточнымъ пузыремъ. Ранняя степень его развитія характеризуется вообще слабымъ развитіемъ органовъ чувствъ и въ частности органовъ боковой линіи, которые, представляя уже основное расчлененіе, находятся еще въ томъ состояніи, когда есть полная возможность связать ихъ въ общій зачатокъ. Слуховой пузырь уже замкнутъ, въ силу чего головной отдѣлъ обособленъ отъ туловищнаго, но каждый изъ нихъ несетъ еще черты самаго начальнаго развитія. *Fig. 18* представляетъ разрѣзъ черезъ задній край глазныхъ пузырей (*oc*) и черезъ передній край такъ называемаго жабернаго утолщенія (*a*), составляющаго общій зачатокъ боковыхъ органовъ головы. Благодаря тому, что разрѣзъ немного наклоненъ спереди назадъ, головной мозгъ захваченъ въ двухъ мѣстахъ: снизу (*n'*) виднѣется отрѣзокъ передняго мозга, а сверху уже корень тройничнаго нерва (*V*). Указанное выше утолщеніе (*a*) выдѣляется исключительно въ силу особаго развитія въ этомъ мѣстѣ нижняго, такъ называемаго нервнаго слоя эпидерма. Элементы его здѣсь крупнѣе, сидятъ гуще, въ общемъ имѣютъ цилиндрическую форму; ядра занимаютъ концы клѣтокъ, болѣе удаленные отъ периферіи. Въ другихъ сосѣднихъ отдѣлахъ головы слой этотъ имѣетъ совершенно другой характеръ: тутъ онъ состоитъ изъ пластинообразныхъ клѣтокъ, которыя въ общемъ образуютъ тонкую пленку, очень мало отличающуюся отъ подобной же, сверху къ ней прилегающей, пленки наружнаго роговаго слоя.

Элементы этого послѣдняго не представляютъ существенныхъ измѣненій и въ области указаннаго выше утолщенія.

Далѣе назадъ утолщеніе сохраняетъ въ общемъ тотъ же характеръ и только въ области *n. facialis* пріобрѣтаетъ большое развитіе съ указанными гистологическими особенностями (*fig. 19*), занимая всю боковую поверхность головы; внутренняго расчлененія въ немъ еще не видно. Замѣчательны наблюдаемыя здѣсь мѣстами отношенія между наружнымъ и нервнымъ слоями эпидерма: кое гдѣ послѣдній является на незначительномъ протяженіи отставшимъ отъ перваго, при чемъ пространство между ними выполнено однороднымъ и мелкозернистымъ содержимымъ. Явленіе это искуственное и зависитъ, по моему мнѣнію, отъ двухъ причинъ: во первыхъ, отъ замѣтно тѣсной связи утолщеннаго въ этомъ мѣстѣ нервнаго слоя съ приходящими съ нимъ въ соприкосновеніе нервами, а во вторыхъ, отъ дѣйствія реактивовъ: объэктъ былъ фиксированъ въ 3% азотной кислотѣ и затѣмъ послѣдовательно переведенъ въ спиртъ. Немного болѣе продолжительное, чѣмъ слѣдуетъ, пребываніе въ этомъ случаѣ объэкта въ слабомъ спирту вызываетъ отставаніе эпидермическаго покрова, что и было мною указываемо, какъ средство для изолированія его (51; стр 15, примѣчаніе).

Въ области слуховаго пузыря описываемое утолщеніе развито нѣсколько слабѣе и въ толщину, и въ протяженіи. Оно опускается къ гіоидной дугѣ, въ видѣ узкой полоски наблюдается пониже уровня дна слуховаго пузыря, но за нимъ, въ области *n. glossopharyngei*, снова расширяется кверху и принимаетъ тотъ же приблизительно характеръ, какъ и въ области лицеваго нерва (*fig. 20*). Начиная отсюда, по направленію къ хвосту утолщеніе болѣе не прерывается и постепенно переходитъ въ ясно уже представленный зачатокъ боковой линіи (*l. l. fig. 21*), которая занимаетъ протяженіе болѣе, чѣмъ на половину эмбріона; *fig. 21* захватываетъ конецъ ея, такъ какъ на слѣдующемъ разрѣзѣ она уже исчезаетъ съ одной стороны; съ другой её можно замѣтить еще на двухъ разрѣзахъ. При переходѣ однакоже въ область *n. vagi* утол-

щеніе сначала снова дѣлается слабѣе и лишь надъ обособившимся боковымъ нервомъ опять выступаетъ ясно въ нѣкоторомъ отдаленіи отъ спинной линіи и въ совершенно уже опредѣленныхъ очертаніяхъ, въ видѣ узкой эпидермической полоски, лежащей немного выше уровня спинной струны.

Какъ и въ головѣ, полоска эта выдѣляется въ силу значительнаго въ ней развитія и скучиванія элементовъ нижняго слоя эпидерма, надъ которымъ наружный роговой проходитъ сплошнымъ тонкимъ покровомъ. Замѣчательно, что въ началѣ, т. е. по близости отъ слуховаго пузыря, боковое утолщеніе выражено слабѣе и менѣе опредѣленно: чѣмъ далѣе назадъ, тѣмъ оно замѣтнѣе, такъ какъ составляющія его цилиндрическія клѣтки склоняются своими периферическими концами къ одному пункту, въ которомъ нижній эпидермическій слой мѣстами отстаетъ въ выше указанномъ смыслѣ. Весь эпидермъ въ области описываемаго зачатка также отстаетъ отъ подлежащихъ тканей (*fig. 21*), а подъ нимъ въ промежуткѣ, выполненномъ однороднымъ зернистымъ содержимымъ, и проходитъ боковый нервъ, связующійся съ боковой линіей на значительномъ еще протяженіи отъ ея конца.

Описанный такимъ образомъ шнуровидный зачатокъ боковой линіи предшествуетъ отдѣльнымъ нервнымъ бугоркамъ, изъ него возникающимъ и въ начальной формѣ описаннымъ Гоффманомъ. Что же касается расчлененія общаго зачатка боковыхъ органовъ головы, то его можно уже наблюдать у зародыша въ 4,5 mm длиной. На *fig. 17*, Табл. VI, представленъ разрѣзъ изъ такого эмбріона. По отношенію къ мозгу разрѣзъ прошелъ почти поперечно, но это только отъ того, что онъ взятъ какъ разъ изъ области затылочнаго искривленія. Въ сущности же, относительно всего эмбріона, разрѣзъ — горизонтальный и на одинъ бокъ наклонный. Слѣва онъ проходитъ чрезъ средину слуховаго пузыря (*au*) и начало утолщенія боковой линіи (*l. l.*), справа же—ниже слуховаго пузыря и чрезъ расчленившійся уже лицевой нервъ (VII). Передняя вѣтвь его подходитъ къ значительному эпидермическому утолщенію (*a'*), соотвѣтствующему аналогичному же утолщенію

у *Selachii.* Нижняя же вѣтвь *facialis* (*r. hyoideus*) въ свою очередь подходитъ къ утолщенію надъ гіоидной дугой (a''). Оба указанныя утолщенія находятся еще въ видимой связи другъ съ другомъ, выражены главнымъ образомъ особой дифференцировкой нижняго эпидермическаго слоя и замѣтны на рядѣ какъ предшествующихъ, такъ и послѣдующихъ разрѣзовъ. Здѣсь такимъ образомъ однородный прежде зачатокъ распадается уже на тѣ же существенныя составныя части, которыя были указаны нами раньше у *Selachii.*

По поводу названнаго выше (*l. l.*) зачатка боковой линіи можно здѣсь прибавить нижеслѣдующее. Ясно опредѣлившись за слуховымъ пузыремъ (*fig. 17*) въ видѣ довольно объемистой луковицы изъ вытянутыхъ и собранныхъ здѣсь въ значительномъ числѣ клѣтокъ, на ближайшихъ къ спинѣ разрѣзахъ зачатокъ этотъ дѣлается сначала менѣе значительнымъ, затѣмъ опять болѣе замѣтнымъ и т. д. Заключая въ себѣ уже ясную гистологическую дифференцировку, — въ немъ хорошо замѣтны интенсивно окрашивающіяся чувственныя клѣтки, — онъ представляетъ такимъ образомъ и внѣшнее расчлененіе на отдѣльные участки, будущіе нервные бугорки. Такъ какъ направленіе боковой линіи не совпадаетъ съ плоскостію разрѣза, то на бо́льшей части разрѣзовъ зачатки боковой линіи перерѣзаны вкось.

Изложенныя здѣсь наблюденія были сдѣланы около двухъ лѣтъ назадъ, и эта часть рукописи была давно закончена, когда въ началѣ текущаго года я получилъ изслѣдованіе Уильсона надъ развитіемъ *Serranus atrarius* (**76**). Въ главѣ VII (l. c. p. 244) онъ спеціально трактуетъ о развитіи органовъ слуха, жабернаго органа и боковой линіи и представляетъ здѣсь настолько полную и для моихъ выводовъ благопріятную картину, что, получи я эту работу раньше, мнѣ не было бы существенной необходимости добывать сходные факты на объэктѣ, менѣе удобномъ. Въ общихъ чертахъ наблюденія Уильсона заключаются въ слѣдующемъ.

До закрытія бластопора, за глазомъ назадъ тянется длин-

ная узкая чувствительная бороздка въ нервномъ слоѣ эктодерма, надъ которымъ отстающій наружный слой эпидерма лежитъ мостикомъ. Бороздка утолщается сначала въ двухъ мѣстахъ: изъ одного утолщенія образуется слуховой мѣшокъ, изъ другого —жаберный органъ; за ушнымъ мѣшкомъ чувствительная бороздка замѣтна на нѣкоторомъ протяженіи, и задняя часть ея образуетъ зачатокъ боковой линіи. Въ слѣдующую стадію три производныхъ чувствительной бороздки ясно раздѣляются (l. c. fig. 148); слуховой мѣшокъ закрывается; жаберный органъ занимаетъ положеніе впереди жаберной щели; зачатокъ боковой линіи отодвигается назадъ и, разростаясь въ этомъ направленіи, не вполнѣ раздѣляется на три органа чувствъ (l. c. fig. 150).

Жаберный органъ послѣ обособленія получаетъ характеръ мѣшка; позже полость его исчезаетъ, и вмѣстѣ съ гистологической дифференцировкой изъ его передней части развиваются два неясно образованныхъ шнура, служащихъ источниками образованія новыхъ органовъ. Одинъ шнуръ направляется впередъ и образуетъ anterior sensory tract, другой къ спинѣ—dorsolateral tract. Послѣдній потомъ выдвигается впередъ, и на мѣстѣ его наблюдаются два органа чувствъ, происхожденіе которыхъ изъ него весьма вѣроятно.

Сравнивая эти данныя съ представленнымъ нами выше развитіемъ боковыхъ органовъ у *Perca fluviatilis*, не трудно найти между ними соотвѣтствіе. Несомнѣнно, что жаберный органъ Уильсона съ его производимыми имѣетъ прямое отношеніе къ образованію боковыхъ органовъ головы. Въ такомъ случаѣ указанный выше у окуня въ 3 mm передній край жабернаго утолщенія (Таб. VI, *fig. 18*, *a*) соотвѣтствуетъ тому шнуру у *Serranus*, который названъ Уильсономъ dorsolateral tract; утолщеніе въ области *facialis* (Табл. VI, *fig. 19*, *a*) — самому жаберному органу и, вѣроятно, anterior sensory tract серрана;—здѣсь наблюдается также то отставаніе наружнаго эпидермическаго слоя, на которое Уильсонъ указываетъ вездѣ въ случаяхъ образованія боковыхъ органовъ;—

утолщеніе за слуховымъ пузыремъ (Табл. VI, *fig. 20, a*)— началу боковой линіи, которая далѣе назадъ (*fig. 21, ll*) у окуня и серрана представляетъ большое сходство (l. c. fig. 127). У окуня въ 4,5 mm соотвѣтствіе полнѣе и относительно зачатка боковой линіи (Табл. VI, *fig. 17, l. l.*) въ головѣ; здѣсь легче узнать dorsolateral tract Уильсона (*fig. 17, a'*), равно какъ и жаберный его органъ (*a''*). Что касается гистологической дифференцировки, то въ существенныхъ чертахъ наши наблюденія сходятся. Но помимо сходства есть различіе. И жаберный органъ, и боковая линія серрана по Уильсону, отдѣлившись отъ слуховаго пузыря, принимаютъ видъ мѣшковъ; у окуня наблюдается въ томъ и другомъ случаѣ лишь неглубокое вдавленіе или бороздка. Принципіальной разницы здѣсь однакоже нѣтъ: одно и то же явленіе у двухъ видовъ выражено въ различной степени. Интереснѣе выяснить значеніе жабернаго органа Уильсона. У окуня, кромѣ утолщенія надъ гіоидной дугой (Табл. VI, *fig. 17 a''*), мы не находимъ ничего, что бы ему соотвѣтствовало, и это соотвѣтствіе имѣетъ свое основаніе, если сравнить представленную Уильсономъ картину съ описаннымъ выше расположеніемъ боковыхъ органовъ у селахій.

Уильсонъ говоритъ, что образованіе уха, жабернаго органа и боковой линіи путемъ дѣленія общаго зачатка прежде не было указано (l. c. p. 250). Если имѣть въ виду только *Teleostei*, то это справедливо, но для селахій это было указано мною (**56**)[1]. Если у *Serranus* за выдѣленіемъ ушнаго мѣшка обособляется жаберный органъ, то у *Raja* съ обособленіемъ слуховой ямки въ жаберной области выдѣляется утол-

---

[1]) Если Уильсону не были доступны мои оригинальныя сообщенія на русскомъ языкѣ, то онъ могъ ознакомиться съ ними изъ рефератовъ о нихъ на нѣмецкомъ: Jahresbericht für Anat. und Phys. von Hermann und Schwalbe, Bd. XVIII, I Abth. S. 383; и Biolog. Centralblatt. Bd. X, N. 5. Sitzungsprotokolle d. biol. Sect. d. Warschauer Naturforschergesellschaft. 27 Sept. 1889.

щенiе гiоидной дуги. У *Serranus* отъ жабернаго органа дифференцируются dorsolateral tract и anterior sensory tract; у *Raja* и *Acanthias* — отъ утолщенiя гiоидной дуги зачатки над- и подглазничнаго слизистыхъ каналовъ. Едва ли найдется основанiе сомнѣваться въ соотвѣтствiи между dorsolateral tract и зачаткомъ надглазничнаго канала, равно какъ между anterior sensory tract и зачаткомъ подглазничнаго канала, несмотря на ихъ различное направленiе, которое зависитъ отъ формы головы эмбрiоновъ костистыхъ рыбъ и селахiй; тогда сама собой напрашивается гомологiя между жабернымъ органомъ въ смыслѣ Уильсона и жабернымъ утолщенiемъ гiоидной дуги. Изъ послѣдняго за выдѣленiемъ передняго отдѣла (для над-и подглазничнаго канала) и участка боковыхъ органовъ надъ *ramus oticus* образуется собственно жаберный органъ въ смыслѣ Фрорипа; вѣроятнѣе всего, ему то и соотвѣтствуетъ жаберный органъ по описанiю Уильсона.

Что касается боковой линiи у *Serranus*, то характеръ ея происхожденiя очень сходенъ съ таковымъ же у *Acanthias*; даже закладка ея въ видѣ мѣшка находитъ соотвѣтствiе въ способѣ развитiя боковаго канала, начинающагося образованiемъ простой эпидермической складки за жаберной областью на уровнѣ хорды.

Существованiе подобныхъ же складокъ, съ которыхъ начинается образованiе каналовъ на периферическихъ концахъ всѣхъ отдѣловъ боковыхъ органовъ у *Acanthias* (Табл. I, *fig. 11* и *12*), даетъ возможность объяснить и мѣшкообразную закладку жабернаго органа у *Serranus*. Очевидно, что первичная форма боковыхъ органовъ—это каналъ, закладывающiйся въ видѣ борозды и закрывающiйся отъ периферическаго конца. У *Teleostei*, вслѣдствiе сокращенiя развитiя и сближенiя органовъ въ головѣ въ области боковыхъ органовъ, образуется или мало дифференцированное утолщенiе (*Perca*), или же укороченный каналъ, мѣшкообразное углубленiе (*Serranus*). Для полнаго соотвѣтствiя въ развитiи общаго слухожабернаго утолщенiя у *Teleostei* и *Selachii*, у первыхъ не достаетъ жаберныхъ органовъ (въ смыслѣ Фрорипа) на другихъ жаберныхъ

дугахъ, равно какъ и участковъ боковыхъ органовъ въ затылочной области. Первые, можно надѣяться, будутъ со временемъ найдены; вторые же, весьма вѣроятно, и совсѣмъ не развиваются въ формѣ, описанной нами у селахій.

Здѣсь представляется удобный случай сравнить развитіе боковыхъ органовъ у *Cyclostomi* и у *Teleostei*. Въ начальной закладкѣ — сходство полное: и тамъ, и тутъ имѣется общее слухожаберное утолщеніе; съ выдѣленіемъ слуховаго пузыря получаются въ обоихъ случаяхъ передній и задній отдѣлы чувствительнаго утолщенія, подробности дальнѣйшаго развитія которыхъ до образованія боковыхъ органовъ у *Petromyzon* съ достаточной ясностію еще не представлены. Выше указано было на существованіе у этой формы особыхъ эктодермическихъ складокъ, изъ которыхъ передняя лежитъ въ области *trigemini* и *facialis* (Табл. VI, *fig. 7, d*), задняя въ области *vagi* (Табл. VI, *fig. 15, d'*). Складки эти стоятъ въ связи съ переднимъ и заднимъ чувствительными утолщеніями и представляютъ значительное сходство съ мѣшкообразными зачатками жабернаго органа и боковой линіи у *Serranus*.

---

2) Ganoidei.

Для полноты изложенія намъ слѣдуетъ еще коснуться ганоидныхъ рыбъ. Личныхъ наблюденій надъ этой группой у меня не имѣется, но мнѣ кажется, что въ подкрѣпленіе моихъ выводовъ могутъ быть приведены ниже слѣдующія литературныя указанія.

Бальфуръ въ своемъ учебникѣ сравнительной эмбріологіи (1; Bd. II, S. 95) указываетъ у *Accipenser* на болѣе или менѣе рѣзко ограниченные участки эпибласта по бокамъ головнаго мозга, такъ называемыя головныя пластинки, дающія матеріалъ для образованія существенныхъ частей спеціальныхъ органовъ чувствъ: для носовыхъ ямокъ, линзъ глаза, слуховыхъ мѣшковъ. Послѣднія образованія возникаютъ на счетъ нервнаго слоя эпибласта. Бальфуръ ничего не говоритъ о возникновеніи органовъ боковой линіи, но въ выше изложен-

номъ указаніи можно усмотрѣть прямой намекъ на существованіе въ головѣ ганоидовъ такого же общаго эпидермическаго утолщенія (головныя пластинки), занимающаго области органовъ чувствъ и жаберную, на существованіе которыхъ указано нами раньше для другихъ рыбъ, и изъ котораго, кромѣ высшихъ органовъ чувствъ, возникаютъ и органы боковой линіи.

Заленскій (25; ч. I, стр. 158), говоря о дифференцировкѣ экзодерма, находитъ, что „въ продолженіи всего эмбріональнаго развитія верхній слой (его) очень мало измѣняется: клѣтки его сохраняютъ во всѣхъ стадіяхъ развитія и на всемъ тѣлѣ зародыша свой прежній характеръ и къ концу развитія постепенно сплющиваются. Гораздо большія измѣненія представляетъ нижній слой экзодерма. Онъ служитъ главнымъ источникомъ образованія органовъ чувствъ, напр. органа слуха, или частей ихъ, какъ напр. хрусталика. Верхній слой не принимаетъ при этомъ никакого участія, онъ участвуетъ совмѣстно съ нижнимъ слоемъ только въ образованіи обонятельныхъ ямокъ".

„Нижній слой экзодерма" говоритъ далѣе проф. Заленскій, „состоитъ изъ клѣтокъ болѣе высокихъ, чѣмъ верхній, прозрачныхъ и имѣющихъ весьма явственныя ядра. На всей брюшной части зародыша онъ представляетъ довольно ровный слой клѣтокъ; на спинной же сторонѣ *въ различныя времена развитія появляются утолщенія нижняго слоя экзодерма, значеніе которыхъ осталось для меня неяснымъ.* Я только убѣдился, что *эти утолщенія, являющіяся на опредѣленныхъ мѣстахъ и всегда вблизи центральной нервной системы,* имѣютъ характеръ провизорныхъ образованій. Они появляются въ довольно раній періодъ времени и весьма скоро исчезаютъ.

Одни изъ такихъ утолщеній образуются съ боковъ спинномозговой трубки, тотчасъ же послѣ замыканія нервной бороздки. Ихъ можно прослѣдить на значительномъ протяженіи спинной части зародыша, именно въ среднемъ отдѣлѣ спины, гдѣ они являются въ видѣ валиковъ, углубленныхъ нѣсколько

внутрь въ мезодерму и состоящихъ изъ одного слоя клѣтокъ (фиг. 47). Въ слѣдующей стадіи развитія я не могъ уже найти и слѣда этихъ утолщеній, также какъ не могъ прослѣдить превращенія ихъ въ какой либо органъ зародыша. По всей вѣроятности они исчезаютъ,—какимъ образомъ происходитъ однако это исчезновеніе —для меня осталось неизвѣстнымъ. Такое же строеніе представляютъ и переднія утолщенія нижняго слоя экзодерма, которыя располагаются также въ видѣ парныхъ валиковъ въ головной части зародыша надъ первичными глазными пузырями. Здѣсь (фиг. 69, Exv) эти утолщенія развиты гораздо сильнѣе, чѣмъ въ спинной части. Они начинаются на переднемъ концѣ головы, гдѣ впослѣдствіе образуются обонятельныя ямки, и въ видѣ двухъ валиковъ идутъ назадъ до задняго конца глазныхъ пузырей. Наиболѣе утолщенными являются въ передней части головы, кзади же они постепенно съуживаются“.

Эта цитата по отношенію къ развитію органовъ боковой линіи у ганоидовъ имѣетъ, по моему мнѣнію, большое значеніе. Къ сожалѣнію, у автора приведено очень мало рисунковъ для подкрѣпленія его изложенія, почему не вездѣ можно дать себѣ въ немъ строгій отчетъ. Неопредѣленныя указанія на возрастъ эмбріона также затемняютъ дѣло. Несмотря на это, по сравненію съ селахіями и костистыми рыбами, я полагаю, что почти все, что сказано въ выше приведенномъ отрывкѣ по поводу утолщеній нижняго слоя экзодерма, относится частію къ начальному возникновенію, частію къ дальнѣйшей дифференцировкѣ боковыхъ органовъ.

Во первыхъ, утолщенія въ спинной области, вблизи центральной нервной системы, въ видѣ валиковъ, углубленныхъ въ мезодермъ, по всему вѣроятію, соотвѣтствуютъ зачатку собственно боковой линіи. Что Заленскій не прослѣдилъ ихъ дальнѣйшей судьбы, объясняется, можетъ быть, тѣмъ, что вслѣдъ затѣмъ, расчленяясь на нервные бугорки, описанныя имъ эмбріональныя образованія существенно измѣняютъ свой характеръ.

Во вторыхъ, такія же образованія въ головной области

представляютъ по расположенію своему около глазъ полное сходство съ зачатками надглазничныхъ слизистыхъ каналовъ селахій. Какъ и у этихъ послѣднихъ, периферическій конецъ (ближайшій къ носовой области) утолщенія является болѣе значительнымъ. Во всякомъ случаѣ, если мое объясненіе вѣрно, то зачатки боковыхъ органовъ въ головѣ стерляди достигаютъ той мощности, которой мы не видѣли у разсмотрѣнныхъ прежде группъ. По общему характеру нашего представленія упомянутыя выше головныя пластинки, выдѣляя части специальныхъ органовъ чувствъ, даютъ начало и описаннымъ Заленскимъ утолщеніямъ, которыя въ дальнѣйшемъ развитіи должны слѣдовать общему плану, представленному нами для другихъ рыбъ.

Отношенія обособляющейся слуховой ямки къ окружающему эпидерму (l. c. фиг. 72), являясь очень сходными съ тѣмъ, что мы видѣли у селахій, также говорятъ въ пользу этого толкованія.

Во второй части своего сочиненія (l. c. стр. 392) Заленскій сообщаетъ нѣкоторыя свѣдѣнія объ образованіи такъ называемыхъ слизистыхъ сумокъ, которыя, по всему вѣроятію, къ боковымъ органамъ стоятъ въ тѣсныхъ генетическихъ отношеніяхъ. Онѣ образуются, подобно другимъ органамъ чувствъ, на счетъ нижняго слоя наружнаго зародышеваго листа. У эмбріона въ стадію C—D (11 mm) онѣ разомъ появляются на головѣ въ видѣ маленькихъ ямочекъ, близко отстоящихъ другъ отъ друга. Какъ показываютъ разрѣзы, онѣ выстланы цилиндрическимъ эпителіемъ и наполнены однороднымъ содержимымъ.

Предположеніе наше, что описанныя Заленскимъ утолщенія нижняго слоя экзодерма съ боковъ нервной трубки и валики надъ глазными пузырями имѣютъ прямое отношеніе къ образованію боковыхъ органовъ, находитъ подтвержденіе въ изслѣдованіи Аллиса (77) надъ системой боковой линіи у *Amia calva*. Здѣсь боковые органы (каналы) появляются въ видѣ линейныхъ утолщеній эпидерма, въ которыхъ не трудно признать утолщенія Заленскаго, и которыя еще до

появленія дефинитивныхъ органовъ принимаютъ характерное расположеніе на головѣ и на туловищѣ. Изображенія, данныя авторомъ на fig. 1, Pl. XXX, даютъ полную возможность провести параллель между зачатками боковыхъ органовъ у *Amia* и у *Acanthias* (Табл. I, *fig. 11* и *12*). Въ самомъ дѣлѣ, обозначенія Аллиса: l. i., l. s., ll. вполнѣ соотвѣтствуютъ на указанныхъ рисункахъ моимъ: *inf*, *spr*, *ll*, такъ какъ у него и у меня относятся къ одноименнымъ образованіямъ (line of infraorbital canal, l. of supraorbital canal, lateral line); а послѣ этого уже легко признать, что all (accessory lateral line) соотвѣтствуетъ моему обозначенію *c*; ml (middle dorsal pit line of head)—обозначенію *a*; l. st (line of supratemporal cross commissure)—*b*; l. om (line of operculomandibular canal)—*d'* (Табл. I, *fig. 12*). Не находящее аналогичнаго у *Amia* обозначеніе *e* у *Acanthias*, повидимому, соотвѣтствуетъ тамъ задней части зачатка подглазничнаго канала, иннервируемой отъ *r. oticus facialis*, (l. c. Pl. XXX, fig. 3, io^{15}; Pl. XLII, fig. 49,—$_{15}$, $_{16}$). Что же касается у нея обозначенія dl (dorsal pit line of body—l. c. fig. 2—4, 6, 8, 9, 49), то, мнѣ кажется, что оно тождественно съ обозначеніемъ all на fig. 1, и, слѣдовательно, соотвѣтствуетъ обозначенію *c* у *Acanthias*, какъ объ этомъ можно судить и по положенію, и по иннерваціи (l. c. fig. 49). Обозначеніе же all, начиная съ fig. 2, относится къ вторичному образованію.

Изъ приведенныхъ здѣсь литературныхъ данныхъ ясно, что *Ganoidei* не только, подобно костистымъ рыбамъ, не отличаются отъ селахій въ начальномъ образованіи боковыхъ органовъ, но и въ дальнѣйшемъ развитіи представляютъ съ ними замѣчательное сходство.

IV.

Amphibia.

Въ своемъ сочиненіи „Объ органахъ шестаго чувства у амфибій“ (51) я изложилъ между прочимъ въ краткихъ чертахъ и тѣ литературныя данныя, которыя относятся къ началь-

ной закладкѣ и развитію этихъ образованій. Болѣе подробно я коснулся тамъ наблюденій Тёрёка надъ органобластами, которые, по мнѣнію этого автора, должны служить зачатками для органовъ шестаго чувства. Теперь я вполнѣ удерживаю мое прежнее мнѣніе объ ошибочности взгляда Тёрёка на значеніе органобластовъ (l. c. стр. 9—11), которые никакого отношенія къ первоначальному образованію органовъ боковой линіи не имѣютъ. Я не нахожу нужнымъ повторять здѣсь сдѣланный мною въ вышеназванномъ сочиненіи литературный обзоръ (51; стр. 8—14), тѣмъ болѣе что почти всѣ авторы имѣли въ виду сравнительно поздніл стадіи развитія, когда уже можетъ быть рѣчь объ обособленныхъ нервныхъ бугоркахъ.

Лично я, имѣя въ виду въ то время нѣсколько другія цѣли, коснулся вопроса о начальномъ возникновеніи органовъ боковой линіи лишь въ общихъ чертахъ, но уже тогда мною подмѣчены были основные факты, которые. собственно говоря, побудили меня заняться этимъ вопросомъ надъ прочими *Ichthyopsida*, селахіями, главнымъ образомъ, и тѣмъ самымъ послужили первоначальной причиной появленія настоящей работы. Факты эти уже тогда формулированы были такимъ образомъ, что нервные бугорки какъ головныхъ, такъ и туловищныхъ рядовъ, представлены первоначально однимъ общимъ зачаткомъ, расчленяющимся на отдѣльные органы впослѣдствіи (l. c. стр. 14). Такой выводъ сдѣланъ былъ тогда мною съ большой осторожностію, такъ какъ количество наблюденій, послужившихъ къ тому, было ограничено и касалось главнымъ образомъ эмбріоновъ аксолотля. Съ тѣхъ поръ я имѣлъ возможность значительно расширить свои наблюденія надъ амфибіями, захвативъ въ кругъ своихъ изслѣдованій не только эмбріоновъ аксолотля весенняго икрометанія (тогда были изучены эмбріоны изъ январьской икры [1]), но также тритона и лягушки.

---

[1]) Въ Зоотомической лабораторіи Варш. Университета аксолотли, вывезенные въ 1886 г. изъ лабораторіи проф. Бабухина въ Москвѣ, мечутъ каждогодно икру 3 или 4 раза: зимой (Декабрь, Январь), весной (Апрѣль, Май) и осенью (Сентябрь, Октябрь). Естественно, что болѣе нормальное развитіе изъ весенняго помета.

Существенное отличіе высказаннаго тогда мною воззрѣнія на первоначальное развитіе боковыхъ органовъ отъ выработаннаго потомъ заключается въ томъ, что тогда я предполагалъ для начальнаго развитія ихъ болѣе ограниченный районъ (l. c. стр. 15), именно область первоначальнаго развитія боковаго нерва. Сравнительное изученіе въ томъ же отношеніи рыбъ дало мнѣ возможность болѣе правильно истолковать мои препараты отъ эмбріоновъ амфибій, у которыхъ, въ виду концентраціи органовъ въ головѣ, начальныя отношенія являются запутаннѣе, чѣмъ, напримѣръ, у селахій. Описанный мною въ то время зачатокъ боковыхъ органовъ аксолотля не столько является результатомъ разростанія зачатка, болѣе ограниченнаго, сколько представляетъ результатъ мѣстной дифференцировки общаго эпидермическаго утолщенія въ данной области. Вмѣстѣ съ тѣмъ онъ не изображаетъ самой ранней стадіи развитія, такъ какъ въ немъ уже начинаютъ обособляться отдѣльные нервные бугорки (l. c. стр. 16; Табл. II, fig. 18; Табл. III, fig. 33). Изученіе болѣе раннихъ стадій привело меня къ заключеніямъ, которыя, съ одной стороны, во многомъ подтверждаютъ не разъ (Бальфуръ и др.) высказанные взгляды на общій путь дифференцировки эпидерма, а съ другой, опредѣляютъ характеръ развитія воспринимающихъ частей органовъ чувствъ, въ серію которыхъ входятъ и органы боковой линіи. Заключенія эти предварительно могутъ быть формулированы такъ: эпидермъ вслѣдъ за обособленіемъ центральной нервной системы состоитъ изъ двухъ слоевъ, изъ которыхъ нижній, *нервный*, образуя съ боковъ головы сначала общее чувствительное утолщеніе, расчленяясь затѣмъ, даетъ начало обонятельному эпителію, роговицѣ глаза, чувствительному эпителію слуховаго пузыря и общаго жабернаго утолщенія, изъ котораго и разовьются потомъ жаберные органы и органы боковой линіи.

Изъ выше сказаннаго слѣдуетъ, что прямыя данныя относительно начальнаго развитія боковыхъ органовъ ограничиваются только что изложенными моими наблюденіями. Но если, по примѣру того, какъ это дѣлалось и раньше, мы попытаемся найти косвенныя указанія, то должны въ этомъ случаѣ прежде

всего имѣть въ виду наблюденія Гётте надъ развитіемъ жерлянки (27). Я говорю: косвенныя указанія, такъ какъ прямыя наблюденія Гётте уже относятся къ сравнительно позднему возрасту (l. c. S. 331) и заключаются только въ томъ, что боковые органы развиваются изъ основнаго слоя кожицы вдоль срединной линіи сегмента, при чемъ и на головѣ, и спереди на туловищѣ тотъ же слой кожицы производитъ и корни, и стволы боковыхъ нервовъ. Позже боковые органы на туловищѣ углубляются въ борозду, впослѣдствіи раздѣляющую мускулатуру туловища на спинной и брюшной отдѣлы (l. c. S. 605).

Косвенныя указанія Гётте на начальное развитіе боковыхъ органовъ могутъ быть получены изъ его описанія развитія боковыхъ нервовъ (l. c. S. 672). Въ передней части головы существуетъ боковой нервъ, остающійся самостоятельнымъ: когда начинается обособленіе втораго боковаго сегмента въ подъязычной дугѣ, замѣчается продольное утолщеніе кожицы между узлами гассеровымъ и лицеваго нерва. Верхній конецъ этого утолщенія обособляется отъ кожи, растетъ назадъ по направленію къ заднему мозгу, связуется съ нимъ и превращается въ нервный стволъ. Собственно кожное утолщеніе дѣлается гангліознымъ и продолжается въ раздвоенный нервъ, который остается съ кожей въ своеобразной связи и иннервируетъ на пути возникающіе боковые органы головы, которыми снаружи и опредѣляется его направленіе.

Подобнымъ же образомъ нѣсколько позже возникаетъ спинной и брюшной боковые нервы туловища. Первый происходитъ изъ гангліознаго утолщенія, обособляющагося отъ кожи непосредственно за угломъ блуждающаго нерва въ горизонтальномъ направленіи. Мы оставимъ теперь въ сторонѣ вопросъ о значеніи боковаго нерва въ головѣ, равно какъ и объ участіи эпидерма въ образованіи элементовъ периферической нервной системы. Для насъ важны пока указанія на существованіе эпидермическихъ утолщеній впереди лицеваго и въ области блуждающаго нервовъ; это какъ разъ тѣ утолщенія, которыя даютъ начало головному и туловищному отдѣламъ боковыхъ органовъ. Но такъ какъ они описаны совершенно само-

стоятельными, то естественно, что первыя стадіи развитія нужно искать раньше.

Эти указанія мы находимъ у Гуссе (10) въ его наблюденіяхъ надъ дифференцировкой эпибласта и закладкой периферической нервной системы у аксолотля. Авторъ этотъ описываетъ, что въ головной области съ каждой стороны, по обособленіи зачатка нервныхъ корешковъ, на мѣстѣ обособленія наблюдается утолщеніе невроэпителія (l. c. fig. 31, cg), которое Бирдъ въ свое время принялъ за Zwischenstrang Гиса; по Гуссе утолщеніе это служитъ мѣстомъ образованія черепныхъ нервныхъ узловъ. Только въ головѣ онъ нашелъ сначала подобныя боковыя утолщенія у аксолотля; они простираются непрерывно отъ передняго края нервной полоски до заднихъ предѣловъ будущей жаберной области почти на уровнѣ хорды.

Съ образованіемъ трехъ мозговыхъ пузырей боковыя утолщенія распадаются на три отдѣла: въ носовой области, въ области тройничнаго нерва и въ областяхъ VII+VIII и IX+X паръ черепныхъ нервовъ. Позже въ туловищѣ также образуются боковыя утолщенія, предшествующія появленію боковой линіи, и Гуссе считаетъ ихъ за продолженія ганглiозныхъ утолщеній, описанныхъ имъ въ головѣ (l. c. p. 205). Подобно головнымъ они сначала не сегментированы и распадаются на отдѣльные органы впослѣдствіи.

Въ этихъ данныхъ, въ сущности, заключается довольно полная картина дифференцировки общаго эпидермическаго зачатка для воспринимающихъ отдѣловъ органовъ чувствъ; они во многомъ напоминаютъ выше изложенный и высказанный мною прежде взглядъ на этотъ вопросъ, но мы помѣщаемъ ихъ въ серію косвенныхъ указаній, такъ какъ Гуссе относитъ ихъ главнымъ образомъ къ развитію периферической нервной системы. Къ тому же, указавъ на общій путь дифференцировки боковаго эпибластическаго утолщенія, появляющагося сначала въ головѣ и разростающагося потомъ назадъ по бокамъ туловища, онъ бѣгло говоритъ о фактахъ, эту дифференцировку опредѣляющихъ.

Джонсонъ и Шельдонъ (31) также даютъ намъ указанія на существованіе у тритона на уровнѣ хорды эпидермическаго утолщенія, которое можетъ быть поставлено въ связь съ образованіемъ боковыхъ органовъ. Въ двойномъ соединеніи 7-го и 9-го нервовъ съ эпибластомъ (на уровнѣ хорды и по спинному краю жаберной щели) можно видѣть намекъ на обособленіе боковыхъ и жаберныхъ органовъ.

Получивъ такимъ образомъ изъ цитированныхъ здѣсь изслѣдованій общую картину начальнаго развитія боковыхъ органовъ у амфибій, мы перейдемъ къ изложенію существеннѣйшихъ личныхъ наблюденій.

Въ существованіи общаго эпидермическаго утолщенія по бокамъ головы у амфибій мы убѣждаемся между прочимъ изъ тангенціальныхъ разрѣзовъ чрезъ эмбріона лягушки въ 3 mm (Табл. VI, *fig. 42*). Эпидермъ здѣсь представляетъ своеобразное строеніе; онъ главнымъ образомъ состоитъ изъ довольно толстаго, по всюду равномѣрнаго наружнаго слоя, кубовидныя клѣтки котораго съ свободной поверхности пигментированы; нижній же нервный слой сравнительно очень тонокъ; клѣтки его обыкновенно плоски и богаты желточными зернышками, а вслѣдствіе этого принимаютъ другую окраску сравнительно съ клѣтками наружнаго слоя; лишь въ мѣстахъ эпидермическихъ утолщеній достигаетъ онъ болѣе значительной толщины, и здѣсь его элементы располагаются въ два и болѣе слоя. При малыхъ размѣрахъ *fig. 42* нижній слой представленъ зернистой полоской подъ наружнымъ, элементы котораго ясно различимы. Впереди (*a*) и позади (*a'*) ушнаго пузыря полоска эта значительно утолщается надъ зачаткомъ *acusticofacialis* (*af*) и *glossopharyngeo-vagi* (*gv*); оба утолщенія постепенно переходятъ другъ въ друга, и первое простирается впередъ до глазной области (*oc*), второе — назадъ до третьяго сомита. Ушной пузырь уже замкнутъ, и мы имѣемъ дѣло съ общимъ жабернымъ утолщеніемъ; дальнѣйшая судьба передняго и задняго его отдѣловъ опредѣляется отношеніями ихъ къ производнымъ группъ лицеваго и блуждающаго нервовъ. Снизу утолщеніе

переходитъ на верхнюю часть жаберной области, а спереди, за и надъ тѣсно прилегающимъ къ эпидерму первичнымъ глазнымъ пузыремъ, можетъ быть поставлено въ связь съ особенно замѣтнымъ утолщеніемъ носовой ямки (Табл. VI, *fig. 41, olf*). У эмбріоновъ лягушки въ 3,5—5 mm указанные отдѣлы утолщенія обособлены яснѣе (Табл. VI, *fig. 38—40*).

Общее эпидермическое утолщеніе по бокамъ головы видно также на уровнѣ хорды у тритона въ 4 mm (Табл. VI, *fig. 33*). И здѣсь оно развито главнымъ образомъ на счетъ нижняго слоя эпидерма; въ связи съ нимъ находится образованіе линзы глаза (*fig. 33, co*); изъ него обособляется передній (*a*) и задній (*a'*) отдѣлы при тѣхъ же условіяхъ, какъ у лягушки.

Изъ изученія поперечныхъ разрѣзовъ черезъ тритона тѣхъ же размѣровъ можно убѣдиться, что помимо обособленія передняго и задняго отдѣловъ чувствительнаго эпидермическаго утолщенія здѣсь наступило дальнѣйшее расчлененіе. Такъ за глазомъ утолщеніе распространяется книзу (Таб. VI, *fig. 35, a*), а надъ глазомъ—впередъ (*fig. 36, a*); очевидно, что здѣсь появляются образованія, гомологичныя первичнымъ утолщеніямъ под- и надглазничнаго каналовъ селахій. Въ задней части головы утолщеніе болѣе значительно, и можетъ быть подмѣчено то двойное соединеніе съ нимъ нервовъ, которое ведетъ къ отдѣленію жаберныхъ органовъ отъ боковыхъ (Таб. VI, *fig. 34, a'*). Конецъ боковаго утолщенія въ шейной области рѣзко отдѣляется отъ эпидерма покрововъ (*fig. 37, a'*).

Эмбріонъ аксолотля на 10-й день, около 6,5 mm, даетъ болѣе опредѣленную картину расчлененія общаго чувствительнаго утолщенія. Послѣднее было уже отчасти описано и изображено нами раньше (51; стр. 14—16; Табл. II, *fig. 18*); прежнее представленіе наше должно быть исправлено лишь въ томъ смыслѣ, что первоначальный зачатокъ боковыхъ органовъ имѣетъ не столько болѣе ограниченные размѣры, сколько менѣе опредѣленныя очертанія. Тотъ пунктъ, который указанъ былъ нами, какъ исходный для образованія органовъ боковой линіи, является только передней и верхней частью за-

чатка, занимающаго протяженіе отъ глаза до заднихъ предѣловъ жаберной области.

Мы приводимъ здѣсь рядъ разрѣзовъ (Таб. VI, *fig. 22—32*) изъ области описываемаго утолщенія эмбріона, изображеннаго на fig. 18 цитированной работы (51); разрѣзы идутъ въ указанномъ тамъ направленіи отъ спины къ брюшной сторонѣ, и на нихъ захвачены всѣ главнѣйшіе отдѣлы чувствительнаго утолщенія, которое въ данномъ случаѣ, занимая область первоначальнаго появленія, обнаруживаетъ внутреннее расчлененіе и начало гистологической дифференцировки.

Въ передней части, отъ ушнаго пузыря до глаза, утолщеніе представляетъ зачатокъ боковыхъ органовъ головы; за ушнымъ пузыремъ—общій зачатокъ для боковыхъ и жаберныхъ органовъ. Въ мѣстахъ нахожденія будущихъ органовъ эпителій приподнимается валикомъ, при чемъ ядра нижняго слоя становятся къ поверхности перпендикулярно или наклонно; это происходитъ отъ того, что клѣтки ихъ склоняются концами къ центрамъ будущихъ органовъ чувствъ. На *fig. 22*, Табл. VI, мы видимъ верхній конецъ утолщенія (*a*), отъ котораго впередъ и внизъ, обхватывая глазъ, направляются валики, соотвѣтствующіе первоначальнымъ утолщеніямъ над- и подглазничнаго канала рыбъ. Подъ нимъ отъ нервной трубки отходитъ мощный *trigeminus*, концомъ направляющійся впередъ. На рисункѣ представлено, что онъ прилегаетъ къ утолщенію; въ дѣйствительности дѣло обстоитъ такимъ образомъ [1]): собственно тройничному нерву принадлежатъ только элементы, ближайшіе мозгу; непосредственно же прилегающіе къ утолщенію относятся уже къ передней вѣтви *facialis*, которая вклинивается между *trigeminus* и покровами, яснѣе выступаетъ на слѣдующихъ разрѣзахъ (*fig. 23*) и опредѣленно представлена на *fig. 24*, Табл. VI. Протяженіе этого нерва указываетъ и направленіе будущей надглазничной линіи боковыхъ органовъ. Позади глаза утолщеніе валикомъ направляется книзу (*fig. 25*

[1]) Малые размѣры рисунка не позволили вырисовать всѣхъ подробностей.

и *26*, *a*); валикъ этотъ преформируетъ подглазничную линію нервныхъ бугорковъ. На *fig. 25* вмѣстѣ съ тѣмъ видна и часть утолщенія за слуховымъ пузыремъ (*a'*) надъ языкоглоточнымъ нервомъ; на *fig. 26* подъ ушнымъ пузыремъ оно переходитъ въ менѣе опредѣленное жаберное утолщеніе (*a'*). Здѣсь же видно образованіе хрусталика глаза на счетъ нижняго слоя эктодерма (*co*)[1]. Замѣчательно, что утолщеніе боковыхъ органовъ, которое на предъидущихъ разрѣзахъ было подвинуто впередъ, на *fig. 26* и *27* нѣсколько отодвигается назадъ; часть его надъ *facialis* (*af*, *f*) соотвѣтствуетъ утолщенію гіоидной дуги. Подъ слуховымъ пузыремъ жаберное утолщеніе едва отдѣляется отъ передняго отдѣла (*fig. 27*), а надъ жаберной щелью *glossopharyngeus* второй разъ приходитъ въ тѣсное съ нимъ соприкосновеніе (*fig. 27* и *28*, *g*), образуя жаберный органъ (*fig. 27*, *a'*), выдѣляющійся здѣсь и расположеніемъ своихъ элементовъ; мѣсто перваго соединенія за ушнымъ пузыремъ (*fig. 25*, *a'*) относится, слѣдовательно, къ обособленію зачатка боковыхъ органовъ. Въ области блуждающаго нерва такая двойственность соединенія не различается, и видно сплошное утолщеніе на верхней границѣ жаберной области (*fig. 28* и *29*, *a'*); задняя часть его образуетъ зачатокъ боковой линіи (*fig. 29*, *a'*; *fig. 30*, *l. l.*). Послѣдняя простирается уже на значительномъ протяженіи и въ туловищѣ, приблизительно до половины его, какъ разъ на уровнѣ хорды (*fig. 31*, *l. l.*). Задній конецъ ея представляетъ болѣе замѣтное утолщеніе (*fig. 32*, *l. l.*). Изъ сказаннаго ясно, что очертанія зачатка боковыхъ органовъ (51; fig. 18) должны быть немного расширены въ области языкоглоточнаго нерва и протянуты назадъ до средины спины.

Несмотря на значительное здѣсь протяженіе боковыхъ органовъ и наступившую уже гистологическую дифференцировку, представляющую образованіе нервныхъ бугорковъ и опи-

---

[1]) Получается картина, сходная съ представленной у *Raja* на *fig. 26*, Табл. IV, гдѣ, равно какъ и на *fig. 27*, видно образованіе обонятельной пластинки также на счетъ нижняго слоя эпидерма.

саппую нами прежде (51; стр. 16—18; fig. 33 и 34), въ общемъ расположенiи зачатка легко признать первичный характеръ его появленiя, который въ главныхъ чертахъ былъ указанъ раньше. Не вдаваясь въ подробности дальнѣйшаго развитiя, на основанiи изложеннаго мы можемъ уже заключить, что амфибiи представляютъ большое сходство съ рыбами и въ способѣ возникновенiя, и въ первоначальномъ расположенiи зачатковъ боковыхъ органовъ.

Пользуюсь случаемъ указать здѣсь, что предположенiя, высказанныя мною относительно происхожденiя боковыхъ органовъ на основанiи гистологическихъ данныхъ (51; стр. 59), получили въ эмбрiологическомъ изслѣдованiи полное подтвержденiе.

V.

Общiй характеръ развитiя боковыхъ органовъ у Ichthyopsida и метамерное ихъ значенiе.

Въ предъидущихъ главахъ мы пользовались случаемъ дѣлать сравненiя въ развитiи боковыхъ органовъ у отдѣльныхъ группъ *Ichthyopsida*, и это обстоятельство даетъ намъ теперь возможность легко вывести общiя заключенiя. Наиболѣе подробно изучено было нами развитiе боковыхъ органовъ у *Selachii*, а потому естественно, что выводы, относящiеся къ этой группѣ, будутъ приняты въ основу представленiя о характерѣ развитiя боковыхъ органовъ вообще.

Въ существенныхъ чертахъ выводы эти заключаются въ томъ, что названные органы чувствъ дифференцируются изъ слухожабернаго утолщенiя, составляющаго бо̀льшую часть общаго чувствительнаго эпидермическаго утолщенiя, которое простирается и на всю переднюю часть головы, т. е. на область *n. trigemini*, глазную и носовую. Съ выдѣленiемъ слуховаго отдѣла жаберное утолщенiе расчленяется соотвѣтственно висцеральнымъ дугамъ въ порядкѣ, начиная съ гiоидной, спереди назадъ. Утолщенiе каждой дуги раздѣляется на два отдѣла, изъ которыхъ верхнiй образуетъ зачатокъ боковыхъ органовъ,

нижній—жаберный органъ. Зачатокъ боковыхъ органовъ надъ гіоидной дугой даетъ начало боковымъ органамъ передней области головы; изъ зачатка надъ первой и второй жаберными дугами образуются боковые органы темянной области; изъ зачатковъ надъ остальными — боковые органы туловища. Такимъ образомъ первичное жаберное утолщеніе на уровнѣ хорды, выдѣливъ изъ себя собственно жаберные органы, представляетъ центръ развитія для всѣхъ боковыхъ органовъ, откуда они разростаются впередъ, къ спинѣ и назадъ. Около ушнаго пузыря они растутъ на небольшомъ протяженіи, гораздо дальше въ передней части головы и еще дальше на туловищѣ.

Ясное обособленіе слухожабернаго утолщенія отъ общаго чувствительнаго, равно какъ и столь полное и хорошо выраженное расчлененіе его на слуховой отдѣлъ, жаберные и боковые органы въ той формѣ, какъ это представлено нами у селахій, для другихъ *Ichthyopsida* едва ли могутъ быть указаны. Въ большинствѣ случаевъ передній отдѣлъ головы представляетъ меньшее развитіе, чѣмъ у селахій, а потому и чувствительное утолщеніе его въ первичной формѣ меньше отдѣляется отъ слухожабернаго; гистологическій характеръ дифференцировки равнымъ образомъ выражается не столь опредѣленно. Тѣмъ не менѣе въ развитіи каждой изъ изученныхъ нами группъ можно указать существенныя черты дифференцировки чувствительнаго эпидермическаго утолщенія, которыя представляютъ полное сходство съ основными фактами расчлененія его у селахій.

Такъ у *Cyclostomi* слухожаберное утолщеніе мало выдѣляется изъ общаго чувствительнаго; но послѣ обособленія слуховаго пузыря передняя часть его получаетъ самостоятельность и, соотвѣтствуя, по всему вѣроятію, утолщенію гіоидной дуги, даетъ начало головнымъ боковымъ органамъ; задняя часть, обнимающая жаберную область за ухомъ, производитъ боковые органы туловища. Картина распредѣленія боковыхъ органовъ у *Petromyzon* не такъ детальна и опредѣленна, какъ у селахій, а потому трудно провести здѣсь болѣе пол-

ную параллель. Что касается собственно жаберныхъ органовъ, то на обособленіе ихъ, повидимому, можно видѣть указаніе въ существованіи утолщеній надъ эпибранхіальными ганглія-ми Купфера.

У *Teleostei* слухожаберное утолщеніе рѣзко обособляется въ видѣ чувствительной бороздки, изъ которой послѣдователь-но выдѣляется слуховой мѣшокъ, утолщеніе гіоидной дуги и задній отдѣлъ.

Судьба перваго ясна сама по себѣ; изъ втораго разовьют-ся боковые органы головы; изъ третьяго — боковая линія. Жаберный органъ въ тѣсномъ смыслѣ до сихъ поръ можетъ быть указанъ на гіоидной дугѣ, гдѣ онъ остается по обособленіи боковыхъ органовъ передней области головы. Весьма вѣроятно, что и на другихъ жаберныхъ дугахъ подобные органы существуютъ; если они имѣютъ отношеніе къ образованію *thymus*, то они уже были указаны раньше.

Ganoidei представляютъ въ начальномъ распредѣленіи боковыхъ органовъ (*Amia*) большое сходство съ селахіями; оно, повидимому, имѣетъ мѣсто (*Accipenser*) и въ первичномъ развитіи ихъ.

Amphibia по характеру дифференцировки общаго чувствительнаго утолщенія въ началѣ очень сходны съ *Cyclostomi*: такъ же мало обособленъ слухожаберный отдѣлъ, и такъ же не ясно выражено первоначальное расчлененіе его. Но и здѣсь мы видѣли обособленіе и головнаго отдѣла боковыхъ органовъ, и боковой линіи, и жаберныхъ органовъ.

На основаніи сказаннаго мы можемъ сдѣлать такое заключеніе: если существуетъ по бокамъ головы общее чувствительное эктодермическое утолщеніе, то у *Ichthyopsida* выдѣляется самостоятельный отдѣлъ его, —слухожаберное утолщеніе, которое путемъ дальнѣйшаго расчлененія даетъ органъ слуха, жаберные органы и боковые. Послѣдніе, появляясь въ ограниченномъ числѣ зачатковъ надъ висцеральными дугами на уровнѣ хорды, вторичнымъ путемъ разростаются отсюда по всему тѣлу животнаго. Заключеніе это имѣетъ большое значеніе для опредѣленія метамернаго значенія боковыхъ органовъ.

Послѣднее было уже разсмотрѣно нами довольно подробно (78), и въ настоящемъ случаѣ мнѣ приходится только повторить прежде сдѣланные выводы. Къ сказанному раньше я могу прибавить теперь, что выводы эти могутъ опереться не только на развитіе боковыхъ органовъ у селахій и амфибій, какъ это было въ цитированномъ моемъ сообщеніи, но и у круглоротыхъ, и костистыхъ, и ганоидныхъ рыбъ, т. е. у всѣхъ *Ichthyopsida*. Выдѣленіе собственно жаберныхъ органовъ согласно Фрорипу не только не измѣняетъ дѣла, но въ большей мѣрѣ ограничиваетъ метамерное значеніе боковыхъ органовъ; жаберные же органы, расположеніе которыхъ очень ограничено, можетъ быть, имѣютъ значеніе для метамеріи жаберной области, но не всего тѣла.

Наши выводы тогда были формулированы въ пяти пунктахъ, изъ которыхъ три относятся непосредственно къ боковымъ органамъ, одинъ къ жабернымъ органамъ и одинъ къ боковому нерву, изъ характера котораго также была попытка вывести метамерію боковыхъ органовъ:

1. Нигдѣ у *Vertebrata* боковые органы не закладываются метамерно.

2. Ни въ какой періодъ развитія они не имѣютъ метамернаго характера по всему тѣлу.

3. Метамерный характеръ ихъ въ нѣкоторыхъ случаяхъ — явленіе вторичное, такъ какъ: *а*) они развиваются уже тогда, когда метамерный характеръ въ другихъ органахъ опредѣлился, и *б*), начинаясь изъ одного общаго зачатка, они разростаются по тѣлу въ центробѣжномъ направленіи.

4. Боковой нервъ (въ общемъ смыслѣ) не представляетъ коллекторнаго характера.

5. Представленіе о жаберныхъ органахъ (въ смыслѣ Бирда) ничего не прибавляетъ въ пользу метамеріи головы.

Всѣ эти пункты я отстаиваю въ настоящее время съ большей увѣренностію, несмотря на то, что они, можетъ быть, встрѣтятъ возраженія въ современныхъ доктринахъ.

Критику ихъ сдѣлалъ въ недавнее время Гуссе (79), взгляды котораго принципіально отличаются отъ моихъ, такъ

какъ онъ является сторонникомъ предложенной Ейзигомъ гомологіи между боковыми органами позвоночныхъ и капителлидъ и признаетъ за боковымъ нервомъ первичный коллекторный характеръ. Ясно, что при такихъ обстоятельствахъ мнѣ въ отвѣтъ Гуссе пришлось бы только повторить мою прежнюю аргументацію, фактическую сторону которой онъ совсѣмъ не затронулъ. Возраженія его имѣютъ чисто теоретическій характеръ и, мнѣ кажется, основаны на нѣсколько одностороннемъ пониманіи моего сообщенія. Онъ совершенно упустилъ изъ виду одно изъ существеннѣйшихъ моихъ положеній, что я смотрю на боковые органы и ихъ нервы съ самаго начала, какъ на образованія разнородныя (78; стр. 20), и думаетъ, что „pour Mitrophanow, le système latéral tout entier, nerfs et organes sensoriels, dérive d'une seule ébauche continue qui s'étend, depuis la région de *l'acusticofacialis* jusqu'à l'extrémité postérieure du corps“ (79; p. VII). Трудно сказать, откуда у Гуссе составилось такое представленіе, такъ какъ продолженіе цитаты: „Cet ensemble d'abord autonome a perdu de son importance, s'est fragmenté et les différents tronçons sont entrés en rapport avec certaines branches de l'autre portion du système nerveux périphérique etc.“ несомнѣнно представляетъ передачу того мѣста, гдѣ я говорю только о боковомъ нервѣ, разсматривая его независимо отъ боковыхъ органовъ. Говоря дальше о боковой системѣ (système latéral), онъ всюду приписываетъ мнѣ чуждое представленіе, и естественно, что критика его съ этой стороны несостоятельна.

Моя гипотеза общей системы боковаго нерва родилась изъ единства природы боковыхъ органовъ въ различныхъ частяхъ тѣла и изъ единства ихъ происхожденія, т. е. изъ прямыхъ наблюденій. Гипотеза Гуссе относительно коллекторнаго характера боковаго нерва, являющаяся развитіемъ взглядовъ Ейзига, — чисто теоретическое представленіе, опирающееся на отдаленныя аналогіи. Почва для сравненія параподіальныхъ гангліевъ аннелидъ съ гангліями позвоночныхъ очень шатка, и можно предпочесть здѣсь имѣть дѣло

съ лучше установленными фактами, чѣмъ съ отвлеченными соображеніями.

Гуссе стоитъ за метамерный характеръ боковыхъ органовъ и случаи неправильнаго ихъ расположенія разсматриваетъ какъ вторичное явленіе; но онъ при этомъ совершенно игнорируетъ такъ опредѣленно формулированныя мною положенія, что боковые органы позвоночныхъ нигдѣ не закладываются метамерно, и что ни въ какой періодъ развитія они не имѣютъ метамернаго расположенія по всему тѣлу.

Пока эти положенія не опровергнуты, разсужденія противуположнаго характера голословны.

Болѣе глубокой критикѣ подверглось мое третье положеніе, принимающее случаи метамернаго расположенія боковыхъ органовъ за вторичное явленіе, какъ результатъ примѣненія къ опредѣлившейся уже организаціи. Гуссе полагаетъ, что метамерія всюду въ организмѣ является вторично. Не закладывается ли мезодермъ сплошнымъ зачаткомъ, который сегментируется по мѣрѣ роста организма? спрашиваетъ онъ. Не происходитъ ли того же съ центральной нервной системой и со спинными корешками? Задавая эти вопросы, онъ упускаетъ изъ виду, что исходная форма въ образованіи мезодерма, *Amphioxus*, представляетъ иныя отношенія, что въ развитіи позвоночныхъ должны быть отличаемы первичные процессы, опредѣляющіе основу организаціи и генетическихъ отношеній, и вторичные, характеризующіе развитіе группъ и составляющіе позднѣйшее ихъ пріобрѣтеніе. Къ первымъ мы относимъ образованіе зародышевыхъ пластовъ и первичныхъ органовъ, въ дальнѣйшемъ развитіи которыхъ основной характеръ можетъ выразиться яснѣе, чѣмъ въ началѣ, какъ, напримѣръ, онъ выражается лучше въ образованіи спинныхъ узловъ, чѣмъ въ метамеріи мозговой трубки. Вторые обнимаютъ образованіе органовъ, выработавшихся въ самой группѣ, напримѣръ, боковыхъ органовъ, которые мы считаемъ спеціальнымъ пріобрѣтеніемъ для *Ichthyopsida*. Они первично закладываются независимо отъ нервовъ, расчленяются на отдѣлы съ появленіемъ ихъ, но дальше растутъ, согласуясь не съ сегментальнымъ

расположеніемъ ихъ, а съ направленіемъ периферическихъ вѣтвей предполагаемой нами общей системы боковаго нерва. Вотъ почему появляющееся впослѣдствіи кое гдѣ метамерное расположеніе отдѣльныхъ органовъ или группъ ихъ мы считаемъ вторичнымъ явленіемъ, вызваннымъ приспособленіемъ къ определившейся тамъ организаціи, или той основной причиной, которая, какъ говоритъ Гуссе, вызываетъ метамерію въ другихъ системахъ. Послѣднюю оговорку я принимаю охотно, такъ какъ она отводитъ морфологическую роль боковыхъ органовъ на задній планъ, что собственно и имѣлось въ виду въ моихъ заключеніяхъ. Я нигдѣ не говорилъ, что боковые органы совсѣмъ не могутъ располагаться метамерно. Основная причина метамеріи можетъ вызвать и у нихъ мѣстами сегментальное расположеніе, но въ такой формѣ, которая не можетъ служить критеріемъ для опредѣленія метамернаго состава тѣла позвоночныхъ вообще. Позднее появленіе такого расположенія само по себѣ не уменьшало бы его морфологическаго значенія, если бы такъ или иначе стояло въ связи съ метамернымъ строеніемъ первичныхъ органовъ, а этого, какъ мы знаемъ, въ данномъ случаѣ нѣтъ.

VI.

Гистогенезъ боковыхъ органовъ и связь ихъ съ нервной системой.

Въ настоящемъ изслѣдованіи не входило въ программу представить гистогенезъ боковыхъ органовъ въ окончательномъ видѣ. Сама по себѣ задача эта достаточно обширна, чтобы быть предметомъ спеціальнаго сочиненія. Мы же, имѣя въ виду лишь начальное возникновеніе боковыхъ органовъ, въ изложеніи своемъ дошли собственно до тѣхъ моментовъ, съ которыхъ гистогенезъ ихъ начинается; вотъ почему выше съ этой стороны мы ограничивались указаніями общаго характера. Указанія другихъ авторовъ въ данномъ вопросѣ также не отличаются полнотою. Если мы теперь касаемся этой темы, то лишь въ видахъ того интереса, который возбуждаютъ

изслѣдованія послѣдняго времени объ отношеніяхъ между органами чувствъ и нервной системой.

Относительно *Cyclostomi*, эпидермъ которыхъ представляетъ въ первоначальномъ видѣ сходство съ эпидермомъ эмбріоновъ безхвостыхъ амфибій, я могу здѣсь сказать только, что зачатки боковыхъ органовъ дифференцируются съ самаго начала при видимомъ участіи втораго слоя эпидерма, который первоначально вообще очень незначителенъ. На моихъ рисункахъ (Табл. VI, *fig. 1—16*) онъ обозначенъ или вторымъ слоемъ ядеръ, или зернистой полосой (*fig. 1—9*); въ нѣкоторыхъ случаяхъ, при малыхъ размѣрахъ рисунка онъ не обозначенъ совсѣмъ и только въ указанномъ видѣ выступаетъ въ мѣстахъ зачатковъ боковыхъ органовъ (*fig. 14* и *15*). Вмѣстѣ съ тѣмъ, измѣненія, которыя наблюдаются въ этихъ мѣстахъ въ наружномъ слоѣ эпидерма, говорятъ, что и онъ къ начальному образованію боковыхъ органовъ не остается безучастнымъ.

У Скотта (21) имѣются указанія на гистологическую дифференцировку отдѣльныхъ органовъ у миноги; они изложены выше (стр. 160) и недостаточно полны, равно какъ наблюденія Дорна (65), который описываетъ, какъ Vorstadien der Sinneshügel, темно покрашивающіяся коническія, кучками сгруппированныя клѣтки эктодерма на мѣстахъ будущихъ органовъ чувствъ (l. c. S. 266, 270). Въ виду того, что по Скотту при образованіи чувствительной почки ея элементы сидятъ на дермѣ и, раздвигая окружающія клѣтки, достигаютъ поверхности, а по Дорну его коническія клѣтки занимаютъ мѣсто въ углубленіи, можно думать, что позже въ образованіи чувствительныхъ бугорковъ бóльшее значеніе имѣетъ нижній слой эпидерма.

Относительно селахій я выше замѣтилъ, что въ начальномъ образованіи боковыхъ органовъ принимаютъ участіе оба слоя эпидерма; преобладающая роль въ позднѣйшемъ развитіи ихъ принадлежитъ все таки элементамъ нижняго слоя (Табл. VII, *fig. 16*).

То же можно сказать и о костистыхъ рыбахъ, гдѣ наружный слой эпидерма легко отстаетъ надъ зачатками боковой ли-

нія. Уильсонъ (76) указываетъ, что при образованіи чувствительнаго органа клѣтки нижняго слоя эпидерма дѣлаются вытянутыми (columnar), а позже органъ является состоящимъ изъ особыхъ клѣтокъ съ ядрами при основаніи и съ шипиками на поверхности. Изъ рисунковъ его однакожъ (l. c. fig. 115 и 131) видно, что въ составъ органа входятъ, повидимому, разнородные элементы: ядра однихъ меньше и лежатъ глубже, тогда какъ другія ядра—крупнѣе и занимаютъ почти средину органа. Сколько я могу судить по моимъ препаратамъ, при начальномъ образованіи боковыхъ органовъ нельзя отказать въ участіи и наружному слою эпидерма (Табл. VI, *fig. 21, ll.*); мѣстами видны клѣтки, отдѣляющіяся отъ него и занимающія то пространство, которое образуется между сходящимися периферическими концами эмбріональныхъ чувствительныхъ клѣтокъ.

Относительно амфибій я раньше сдѣлалъ заключеніе, что элементы нервнаго бугорка развиваются изъ втораго слоя эпителія, помимо участія покровнаго слоя (51; стр. 18). Подобное заключеніе имѣетъ значеніе для позднѣйшихъ стадій, когда наружный эпидермическій слой принимаетъ характеръ мостовиднаго эпителія; раньше же, когда разница между элементами разныхъ слоевъ не велика, трудно исключить изъ образующагося нервнаго бугорка покровныя клѣтки. Во всякомъ случаѣ я думаю, что чувствительныя клѣтки бугорка образуются изъ нижняго слоя эпидерма, которому, слѣдовательно, у всѣхъ *Ichthyopsida* въ образованіи элементовъ боковыхъ органовъ принадлежитъ главная роль. Это опредѣляется и при первоначальной закладкѣ названныхъ органовъ, и болѣе ясно выступаетъ въ позднѣйшемъ развитіи.

Гораздо раньше развитія отдѣльныхъ боковыхъ органовъ и ихъ окончательной гистологической дифференцировки зачатки ихъ вступаютъ въ тѣсныя отношенія съ периферической нервной системой; въ этомъ прежде всего участвуютъ глубже лежащія клѣтки зачатковъ, т. е. тѣ, которыя, по нашему представленію, произведутъ чувствительные элементы органовъ. Передъ нами является такимъ образомъ тотъ большой

важности фактъ, что съ первыхъ же шаговъ развитія иннервація органа чувствъ въ основѣ получаетъ осуществленіе.

Тѣсное соприкосновеніе между эпидермическимъ зачаткомъ органа чувствъ, съ одной стороны, и периферической нервной системы, съ другой, повело къ заключенію, что элементы послѣдней, гангліи и нервы, частію образуются изъ эпидерма, независимо отъ центральной нервной системы. Идея эта имѣетъ глубокій теоретическій интересъ и находитъ себѣ опору въ филогенетическомъ развитіи нервной системы.

Въ крайней степени развитія она выразилась въ только что публикованномъ изслѣдованіи Ленгосека (80) надъ развитіемъ чувствительныхъ нервныхъ волоконъ у *Lumbricus*. Пользуясь методомъ Гольджи, этотъ ученый нашелъ (l. c. S. 103), что чувствительныя нервныя клѣтки, иначе элементы, соотвѣтствующіе клѣткамъ спинныхъ гангліевъ позвоночныхъ и дающіе начало периферическимъ чувствительнымъ волокнамъ, у дождеваго червя нужно искать ни въ мозгу, ни въ особыхъ гангліяхъ, а въ кожѣ, въ построеніи которой онѣ принимаютъ замѣтное участіе. Чувствительныя волокна, такимъ образомъ, берутъ начало въ покровахъ; отсюда направляются они въ мозгъ.

Ленгосекъ полагаетъ, что разнообразныя чувствительныя клѣтки (Stiftchen,—Haarzellen), которыя описывались въ покровахъ безпозвоночныхъ, суть настоящія периферическія нервныя клѣтки, дающія начало чувствительнымъ волокнамъ, относительно которыхъ онѣ являются такимъ образомъ не концевыми аппаратами, а исходными пунктами (l. c. 129). Даже у *Amphioxus*, по его предположенію, многія чувствительныя волокна должны получать начало изъ нервныхъ клѣтокъ кожи.

Что касается спинныхъ гангліевъ позвоночныхъ, то Ленгосекъ думаетъ, что они заключаютъ только часть чувствительныхъ нервныхъ клѣтокъ, такъ какъ у низшихъ позвоночныхъ большое число ихъ распредѣляется въ кожѣ: боковые органы, концевыя почки представляютъ комплексы чувствительныхъ нервныхъ клѣтокъ и могутъ быть поэтому приняты за мѣста выхода нервовъ (Ursprungsorgane von Nerven). У выс-

нихъ позвоночныхъ таковыми являются органъ обонянія и вкусовыя почки.

Существеннымъ фактомъ наблюденій Ленгосека представляется то обстоятельство, что многія изъ кожныхъ клѣтокъ, окрашиваясь специфически по методу Гольджи, обладаютъ длинными отростками, которые отчасти вѣтвятся и направляются, какъ онъ думаетъ, къ центральной нервной системѣ, образуя чувствительные нервы.

Естественно, что выводы, которые онъ сдѣлалъ изъ этого наблюденія относительно позвоночныхъ, очень смѣлы и влекутъ за собой реформу ученія о периферическихъ нервныхъ окончаніяхъ, при чемъ придется считаться съ очень вѣскими возраженіями. Тѣмъ не менѣе въ пользу ихъ говорятъ нѣкоторыя наблюденія послѣдняго времени, напр. Гиса (53) надъ образованіемъ обонятельнаго нерва.

Дорнъ въ послѣднемъ изслѣдованіи (72), не заходя такъ далеко, какъ Ленгосекъ, пытается дать новую основу для ученія о нервахъ и для этого спеціально изучаетъ участіе эктодерма въ образованіи периферической нервной системы независимо отъ мозга и нервной полоски. Исходнымъ пунктомъ для него здѣсь является гистогенетическое изученіе иннерваціи слизистыхъ каналовъ. Основная идея изслѣдованія Дорна заключается въ томъ, что нервное волокно есть образованіе многоклѣточное, что оно образуется изъ ряда эктодермическихъ клѣтокъ, каждая изъ которыхъ даетъ волокну одну изъ составныхъ частей его: осевой цилиндръ, оболочки и ядро. Эти клѣтки онъ называетъ *нервными* въ отличіе отъ гангліозныхъ, которыя, по нему, никакого участія въ образованіи нервнаго волокна resp. осеваго цилиндра не принимаютъ и вступаютъ съ нимъ въ связь только чрезъ соприкосновеніе.

При такой постановкѣ вопроса эпидермидальное происхожденіе нервовъ доказать гораздо легче, чѣмъ при господствующемъ ученіи центробѣжнаго выростанія осеваго цилиндра. Стоитъ показать, что клѣтки эктодерма смѣшиваются съ прилегающимъ къ нему зачаткомъ периферической нервной системы, что связь между ними остается и при дальнѣйшемъ

развитіи, и задача въ значительной мѣрѣ разрѣшена. Такъ Дорнъ и сдѣлалъ. Онъ утверждаетъ, что у селахій въ мѣстахъ соприкосновенія гангліевъ группъ *trigemini*, *facialis* и *vagi* съ эктодермомъ жаберной области элементы послѣдняго присоединяются къ первымъ, что при совмѣстномъ развитіи слизистыхъ каналовъ и ихъ нервовъ выхожденіе эктодермическихъ клѣтокъ въ гангліозные или нервные зачатки (l. c. S. 259) продолжается непрерывно до полнаго образованія des ganzen Schleimcanal-Nervensystem, что изъ одного зачатка слизистаго канала могутъ образоваться вѣтви различныхъ нервныхъ стволовъ, и что одинъ нервъ получаетъ вѣтви изъ различныхъ каналовъ.

Въ основной своей идеѣ многоклѣточнаго состава нервнаго волокна Дорнъ развиваетъ извѣстный взглядъ Бальфура, а принимая участіе эпидерма въ образованіи периферической нервной системы, возвращается къ воззрѣніямъ Гётте (27) и Семпера (69), и во многомъ поддерживаетъ Бирда, въ работахъ котораго (7; 60) идеи трехъ названныхъ авторовъ получили дальнѣйшее развитіе.

Несомнѣнно, что у Дорна, какъ и у Бальфура, было видимое основаніе принять клѣточный составъ эмбріональнаго нерва; дѣло осложнялось выхожденіемъ клѣтокъ изъ мозга въ образующіеся нервы. Но того и другого наблюденія недостаточно, чтобы опровергнуть такъ блестательно путемъ выростанія изъ ганглiозной клѣтки доказанное образованіе осеваго цилиндра. Новые доводы Дорна не лучше прежнихъ, и рисунки его не болѣе доказательны; вмѣстѣ съ тѣмъ, мнѣ кажется, что только что указанныя наблюденія могутъ получить другое объясненіе безъ ущерба господствующему ученію о происхожденіи нерва.

Еще Бирдъ (7) настаивалъ, что многочисленныя ядра въ развивающихся нервныхъ корняхъ — нервнаго, а не парабластическаго происхожденія. Развитіе нервовъ изъ первичныхъ зачатковъ подверждаетъ это и заставляетъ признать, что если часть зачатковыхъ элементовъ идетъ на образованіе ганглiевъ, то другая должна образовать нервные футля-

ры. Прилегая къ только что образующимся выростамъ ганглiозныхъ клѣтокъ, превращающимся позже въ осевой цилиндръ, послѣднiе элементы и придаютъ эмбрiональному нерву клѣточный видъ. Съ образованiемъ осеваго цилиндра они распредѣляются по нему, образуютъ сначала шванновскую, а потомъ и мiэлиновую оболочки. Участiе мезодермическихъ элементовъ въ образованiи послѣднихъ устраняется, и съ происхожденiемъ ихъ изъ первичныхъ элементовъ нервной системы мы получаемъ объясненiе существованiя нейрокератиновой сѣти. Слѣдовательно, факты, на которые опираются Бальфуръ, Бирдъ и Дорнъ вносятъ въ ученiе о нервѣ ту поправку, что шванновская оболочка развивается не изъ мезо-, а изъ эктодермическихъ элементовъ, но не даютъ основанiя принять существованiе особыхъ нервныхъ клѣтокъ независимо отъ ганглiозныхъ. Это объясненiе колеблетъ ученiе объ образованiи нервовъ изъ эктодерма независимо отъ нервныхъ зачатковъ, такъ какъ трудно представить тогда ростъ нерва одновременно съ двухъ противуположныхъ концовъ.

Видимая связь нервовъ съ зачатками боковыхъ органовъ у селахiй въ формѣ, представленной Дорномъ, а раньше его Семперомъ и Ванъ-Вейе (15), ни мало не доказываетъ участiя эктодермическихъ элементовъ въ образованiи нерва. Кому приходилось работать надъ нервными окончанiями, знаетъ, что для опредѣленiя отношенiй въ такомъ случаѣ нужны другiе прiемы, кромѣ разрѣзовъ, которыми исключительно пользовался Дорнъ.

Такъ какъ у меня въ распоряженiи по этому предмету также не было почти ничего кромѣ разрѣзовъ, то я воздержусь пока отъ дальнѣйшей критики Дорна, равно какъ и другихъ изслѣдователей того же направленiя. Мои личныя наблюденiя говорятъ мнѣ, что съ первыхъ моментовъ соприкосновенiя элементовъ нервнаго зачатка съ эпидермомъ, несмотря на дальнѣйшiя осложненiя въ нихъ, они сохраняютъ свою самостоятельность (Табл. IV, *fig. 38—42*; Табл. VII, *fig. 7—9*). Съ образованiемъ зачатковъ слизистыхъ каналовъ нервъ иногда внѣдряется въ толщу зачатка, но и тутъ, сколько я могъ

замѣтить, всегда можно провести черту между нервомъ и эпидермомъ (Табл. VII, *fig. 16* и *17*).

Тѣснѣе всего связь между зачатками гангліевъ и соотвѣтствующими эктодермическими утолщеніями. Но съ обособленіемъ боковыхъ органовъ она сводится на связь съ ними нервовъ, о чемъ только что было сказано. Связь гангліевъ съ жаберными органами, сообразно съ ихъ судьбой,—только временное прилеганіе, что почти единогласно подтверждается для высшихъ позвоночныхъ. Однакоже здѣсь и въ днѣ ушнаго пузыря (Табл. III, *fig. 4* и *5*; Табл. IV, *fig. 28*) чаще получается картина, гдѣ граница между нервнымъ и эпидермическимъ зачаткомъ слаба [1]). Мнѣ не удалось и въ такихъ случаяхъ наблюдать выхожденія эктодермическихъ клѣтокъ въ нервный зачатокъ, и упомянутую неясность границы я объясняю осуществленіемъ первичной иннерваціи, выражающейся въ тѣсномъ соприкосновеніи нервной и эпидермической клѣтки.

Новыя, болѣе разностороннія и болѣе тщательныя изслѣдованія должны пролить свѣтъ въ этомъ запутанномъ и важномъ въ теоретическомъ отношеніи вопросѣ.



---

[1]) То же можно сказать и объ обонятельной ямкѣ Табл. IV, *fig. 26* и *27*.

Объясненія таблицъ.

Таблица I.

a, b, c, d части боковыхъ органовъ
af зачатокъ *n. acusticofacialis*
au слуховая ямка
br_1, br_2 и т. д. 1-я, 2-я и слѣд. жаберныя дуги
c сердце
ch chorda dorsalis
c. ll. каналъ боковой линіи
c, ll. задній конецъ его
d жаберный органъ гіоидной дуги
d' зачатокъ челюстнаго канала
d. e. ductus endolymphaticus
d. v. шейка желточнаго пузыря
dors спинной плавникъ
e, f, g промежуточные участки боковыхъ органовъ
ep epiphysis
gv зачатокъ *n. glossopharyngeovagi*
h гіоидная дуга
inf подглазничный слизистый каналъ
l. l. linea lateralis
m мезодермъ
md челюстная дуга
m. s мезодермическіе сомиты
m. sp. спинной мозгъ
n. l. nervus lateralis
n. sp. спинные нервы
oc глазъ
olf обонятельная ямка
p грудной плавникъ
s_1, s_2, s_3 жаберные органы надъ IX, X_1, X_2 нервами
sp spiraculum (=1*v*)
spr, spr_1 надглазнич. слизистый каналъ
tr зачатокъ *n. trigemini*
tr_1 периферическій отдѣлъ его
* передній корень *trigemini (fig. 4—8)* и передняя нервн. группа *(fig. 2—4)*
† передній корень группы *vagi (fig. 6)*
1*v*, 2*v* и т. д. 1-я, 2-я и слѣд. висцеральные мѣшки и щели
III, V, VII, VIII, IX, X черепные нервы
V_1 *ophthalmicus profundus*
X_1 первая вѣтвь *n. vagi*

Голубымъ и синимъ цвѣтомъ обозначено слухожаберное утолщеніе и его производныя.

Fig. 1. Raja sp?[1]) 15-й день; 4,5 mm. длиной.
„ 2. „ 16-й „ „ „ „
„ 3. Raja sp? 20-й день; 5 mm. длиной.
„ 4. „ 19-й день.
„ 5. „ 22-й день; 8 mm. длиной.
„ 5. Raja clavata 22-й день.
„ 7. „ 21-й день; 11 mm. длиной.
„ 8. Raja sp? 26-й день.
„ 9. Acanthias vulgaris 14 mm. длиной.
„ 10. „ 19 „ „
„ 11. „ 22 „ „
„ 12. „ 22—23 mm. длиной.

---

[1]) Видъ этого ската провизорно былъ опредѣленъ какъ *Raja stellata* и *R. asterias;* такъ онъ и обозначался въ моемъ отчетѣ (Варш. Унив. Извѣстія, 1887) и въ предварительныхъ сообщеніяхъ. Точность опредѣленія провѣрить не удалось.

Таблица II.

Fig. 1—4 Raja sp? 4.5 mm. Положеніе разрѣзовъ на Табл. I, *fig*. 1.

Fig. 1. *a*—спинной шовъ (*fig*. 1—7); *b*—зачатокъ ганглiозной полоски; *c*—передній мозгъ; *d*—утолщенный эктодермъ; *e*—эктодермъ нормальной толщины; *f*—глазной выступъ.

„ 2. *b*—начало образованія ганглiозной полоски; *c*—край слуховаго утолщенія; *d*—эктодермъ жаберной области; *e*—переходъ между *c* и *d*; *f*—стѣнка передняго висцеральнаго мѣшка; *n*—мозгъ; *ch*—*chorda dorsalis*; *m*, *m'*—мезодермъ; (*n*, *ch* и *m*—тоже на всей таблицѣ).

„ 3. *g*—передняя кишка. } Другія обозначенія какъ на *fig*. 2.

„ 4. *h*—второй висцеральный мѣшокъ } Другія обозначенія какъ на *fig*. 2.

Fig. 5—7. Raja sp? 15-й день. Положеніе разрѣзовъ на Табл. VII, *fig*. 24.

„ 5. Черезъ верхнюю границу слухожабернаго утолщенія. *b*—замыкающіеся края передняго конца нервной трубки; *c*—слуховой отдѣлъ утолщенія; *d*—незамкнувшійся шовъ эктодерма; *e*—граница утолщенія; n_1, n_2, n_3—отдѣлы мозга.

„ 6. *b*—связь эктодерма съ нервной трубкой; *c*—c_1—слухожаберное утолщеніе; *d*—утолщеніе позоглазной области; *e*—передній край нейропора; *f*—первый висцеральный мѣшокъ.

„ 7. Черезъ нижнюю границу слухожабернаго утолщенія. *b* срѣзокъ мозга; *c*—задняя часть утолщенія; *e*—переходъ его въ позоглазное; *d*—передній конецъ энтодерма; *f*—первый висцеральный мѣшокъ.

Fig. 8—14 Raja sp? 5 mm. (Табл. I, *fig*. 3).

„ 8. *a*—верхній край слуховой ямки; *b*—слуховая ямка; *c*—эпидермъ; *d*—мозговая полость; *e*—корень *acusticofacialis*; *f*—корень *glossopharyngeovagi*; *g*—коммиссура между *e* и *f*; *h*—связь *e* съ мозгомъ; *i*—зачатокъ *vagi*; *k*—задній мозгъ.

„ 9. Обозначенія какъ на *fig*. 8; *l*—полость четвертаго желудочка.

„ 10. *b*—край слуховой ямки; *f*—*glossopharyngeus*; *g*—соедиинт. ткань; *h*—утолщеніе надъ *vagus*; *k*—корень *trigemini*. Другія обозначенія какъ на *fig*. 8 и 9.

Fig. 11. *d*—соединит. ткань; *g*—*acusticus*; *h*—*facialis*; *n*—третья висцеральная щель; *o*—глотка; *p*—жаберное утолщеніе; *q*—переходъ его въ слуховую ямку. Другія обозначенія какъ на *fig.* 10.

„ 12. *a*—жаберное утолщеніе; *b* и b_1 границы его и переходъ въ эпидермъ головы—*c*; *d*—вторая, *e*—третья висцеральныя щели; *f*—глотка; *g*, g_1—мезодермъ; *h*—скелетоген. часть его; *i*—*facialis*; *k*, *l*—*trigeminus*; *m*—утолщенный эпидермъ надъ среднимъ мозгомъ —*n*.

„ 13. *a'* — утолщеніе гіоидной дуги; *d'* — первая висцеральная щель; *i* — аорта; *o*—ротовая полость. Другія обозначенія какъ на *fig.* 12.

„ 14. *b*—нижняя граница утолщенія въ области *trigemini*. Другія обозначенія какъ на *fig.* 13.

Fig. 15—19. Raja sp? 5 mm. (Табл. VII, *fig.* 28).

„ 15. *a*—слуховое, *b*—жаберное утолщеніе; *b'*—переходъ между ними; *c*—носовое утолщеніе; *d*—разрыхленныя клѣтки мозга; *d'*—*acusticofacialis*; *e*—*pars acustica d'*; *f*—первый висцеральный мѣшокъ; *g*—передняя энтодермическая масса; *h*—эпидермъ; *i*—стѣнка передняго мозга; *k*—мезодермъ.

„ 16. *c*—эпидермъ ротовой области; *e* — энтодерм. выступъ; *g* — спинной шовъ; *d*, *d'*—образованіе гангліозной полоски. Другія обозн. какъ на *fig.* 15.

„ 17. a_1, a_2—границы слуховаго утолщенія; *f*—первая висцер. щель; *c*—зачатокъ *glossopharyngeovagi*. Другія обознач. какъ на *fig.* 16.

„ 18. }
„ 19. } *f*—вторая висцеральная щель. Другія обознач. какъ на *fig.* 17.

Всѣ рисунки исполнены О. И. Эйсмондомъ.

Таблица III.

Общія обозначенія.

a—эпидермъ общихъ покрововъ
a'—утолщенный эпидермъ
ab—*truncus arteriosus*
af—*acusticofacialis*
ao, ao_1, ao_2, *aa*—аорта и ея дуги
au, *au'*—слуховая ямка (пузырь)
b—мезодермъ, соединит. ткань
br—жаберное утолщеніе
br_1, br_2, br_3—1-я, 2-я, 3-я жаберныя (3-я, 4-я, 5-я висцеральныя) дуги
c—покрышка четвертаго желудочка
ch, *ch'*—*chorda dorsalis*
co—линза
gv—*glossopharyngeovagus*
h—гіоидная дуга
md—челюстная дуга
n, *n'*—мозгъ
o—ротъ
oc—глазъ
olf—носовая пластинка
r—зачатокъ ретины
th—зачатокъ *gl. thyreoideae*
1*v*, 2*v*, 3*v*, 4*v*, 5*v*—1—5 висцеральныя щели
V—*trigeminus*
VII—*facialis*
VIII—*acusticus*
IX—*glossopharyngeus*
X—*vagus*

Fig. 1—16. Raja sp? 8 mm. Положеніе разрѣзовъ на Табл. I, *fig.* 5.

Fig. 1. *b'*—остатокъ ганглiозной полоски; *b''*—конецъ *ophth. profundi*+мезодермъ; *d*, *e*, *f*—головныя мезодерм. полости.
" 2. *e*—стѣнка *spiraculi.*
" 4—6. *a'*—переходъ эпителія слуховой ямки въ жаберное утолщеніе.
" 14 и 15. *e*—подхордальный шнуръ.
" 16. *so*—somatopleura; *sp*—splanchnopleura.

Fig. 17—18. Raja clavata, 16-й день (Табл. VII, *fig.* 29).

V'—*ophthalmicus profundus*; a_2—соприкосновеніе его съ эктодермомъ; *d*, *d'*—2-я и 3-я мезодерм. полости; *op*—глазной стебель; *b'*—первая нервн. группа.

Всѣ рисунки исполнены О. И. Эйсмондомъ.

Таблица IV.

Общія обозначенія (кромѣ *fig.* 1).

a—эпидермъ спинной поверхности
1a, *2a* и т. д.—1-я, 2-я и слѣд. висц. дуги
c—эпидермъ жаберной области
ch—*chorda dorsalis*
e, *e'*—слуховая ямка (пузырь)
m, *m'*—мезодермъ
n, *n'*—мозгъ
1v, *2v* etc.—1-я, 2-я и слѣд. висц. щели
V—*trigeminus*
VII, *VIII*—*acusticofacialis*
IX—*glossopharyngeus*
X—*vagus*

Fig. 1—9. Raja sp? 4,5 mm. Положеніе разрѣзовъ на Табл. I, *fig.* 2.

Fig. 1. Въ обратномъ порядкѣ сравнительно съ слѣдующими. *a*—эпидермъ; *b*—глазной выступъ; *c*—передняя нервная группа; *d*—спинной швъ.

„ 2. *b*—стѣнка передней кишки; *d*—*infundibulum*.

„ 3—6. *b* — первый, *b'* — второй висцеральный мѣшокъ; *b''*—передняя кишка; *c'*—переходъ слуховой ямки въ жаберное утолщеніе.

„ 9. *b*—эпидермъ общихъ покрововъ.

Fig. 10—13. Raja sp? 19-й день (Табл. I, *fig.* 4).

2a (*fig.* 12)—утолщеніе надъ гіоидной дугой; *b*, *b'* (*fig.* 13)—ротъ; *e'* (*fig.* 10, 11)—дно слуховой ямки.

Fig. 14 и 15. Raja sp? 21-й день. 9 mm. (Табл. VII, *fig.* 30).

c'—эпидермическое утолщеніе.

Fig. 16—25. Raja clavata. 22-й день. (Табл. I, *fig.* 6).

b—передній корень *glossopharyngeovagi* (*fig.* 16, 20); * передній конецъ его (*fig.* 16—22).

Fig. 16 и 17 изображаютъ два разрѣза рядомъ; fig. 18 и 19 одинъ за другимъ черезъ разрѣзъ; *g*—*ganglion acusticum* (*fig.* 23).

Fig. 25. *b*—край глазнаго пузыря; *c'*—утолщеніе надъ *g. ciliare*—*g. c.*; *d*—утолщеніе линзы; *f*—передняя головная полость; *g*—передній корень *trigemini*; * —его центральная часть.

Fig. 26—34. Raja clavata 11 mm. (Табл. I, *fig.* 7).

ao—аорта; *b*—пищеводъ; *c'*—эпителій роговицы; *l*—хрусталикъ; *o*—ротъ; *oc*—глазной пузырь; *ol* — носовая ямка; * —коммиссура отъ *vagus* къ спиннымъ нервамъ (*fig.* 34).

Fig. 35—37. Raja sp? 26-й день (Табл. I, *fig.* 8).

Fig. 37. * зачатокъ *ophthalmici superficialis (p. facialis)*; *c'*—утолщенный эпидермъ надъ гіоидной дугой.

Fig. 38. Raja sp? 4,5 mm. (Табл. I, *fig.* 2).

Зачатокъ *trigemini*—*b*; *a*—справа внизу—соприкосновеніе его съ эктодермомъ.

Fig. 39—42. Raja sp? 5 mm. (Табл. VII, *fig.* 28).

Fig. 39. *b*, *b'*, *b''*—связь зачатка *trigemini* съ мозговой стѣнкой; *c*—разрыхленная мозговая стѣнка; *c'*, *c''*—рыхлыя части зачатка *trigemini*.

„ 40. Начало *acusticofacialis*; *b*—митозъ въ мозговой стѣнкѣ; *c*, *c'*—разрыхленныя клѣтки зачатка; *f*—отростки эпидермическихъ клѣтокъ къ мозгу.

„ 41. Начало *glossopharyngeovagi*; *c''*—периферическій конецъ зачатка.

„ 42. Элементы *vagi*; *c'*—связь ихъ мозгомъ. Другія обозначенія какъ на *fig.* 41.

Всѣ рисунки, исключая *fig.* 38—42, исполнены О. И. Эйсмондомъ.

Таблица V.

Общія обозначенія.

a—эпидермъ общихъ покрововъ
aa, ao, ao'—аорта и ея дуги
au—слуховая ямка (пузырь)
b—утолщенный эпидермъ жаберн. обл.
1*br*, 2*br*, 3 *r*—жаберныя дуги 1-я, 2-я, 3-я
ch—*chorda dorsalis*
g. i.—*ganglion intestinale*
l l.—*linea lateralis*
m, *m'*, *m''*—мезодермъ (сомиты, сомато,—спланхноплевра.)
md—челюстная дуга
n, *n'*—нервная трубка
n. l.—*n. lateralis*
oc—глазъ
s. ch.—подхордальный шнуръ
th—*gl.*—*thyreoidea*
1*v*, 2*v*—висцер. щели 1-я, 2-я
v—*vena cardinalis*
V—*trigeminus*
VII—*facialis*
VIII—*acusticus*
IX—*glossopharyngeus*
X, $X_{\prime}$, $X_{\prime\prime}$—*vagus*, 1-я, 2-я вѣтвь его
Xg, *Xgi*—*ganl. vagi*
Xi—*r. intestinalis*
* — коммиссура *vagi*.

Fig. 1—10. Pristiurus melanostomus 4,5 mm. Поперечные разрѣры въ направленіи, указанномъ на *fig.* 31, Табл. VII.

Fig. 1. *c*—утолщен. надъ *g. ciliare*; *d*—утолщен. носовое; *e*—1-я нервная группа? *op*—глазной стебель.
„ 2. *c*, *d*—головные сомиты.
„ 7—10. *c*—передняя кишка; *d*—*truncus arteriosus*; *lat*—задняя часть жабернаго утолщенія.

Fig. 11—13. Pr. mel. 4,5 mm. Гориз. разр. (Табл. VII, *fig.* 31).

Fig. 13. *b'*—утолщеніе надъ 1-й висц. щелью; *b''*—надъ *IX*; *b'''*—надъ *X*.

Fig. 14 и 15. Pr. mel. 5,5 mm. Вертикальные разрѣзы.

Fig. 14. *c*—коммиссура *vagi*; *sp*, *sp'*, *sp''*—спинномозговые узлы.
„ 15. *c*—корень *n. acustici*.

Fig. 16—22. Pr. mel. 8 mm. Полож. разр. на Табл. VII, *fig.* 33.

Fig. 16 и 17. *l. n.*—нервная полоска; *au*—*ductus endolymphaticus*; *b'*, *b''*—утолщеніе надъ *IX* и *X*.
„ 20. *c*—глотка.
„ 21. *c*—утолщ. надглазничн. канала; *d*—тоже надъ 2-й висцер. щелью.
„ 22. *g. c.*—*gang. ciliare*—въ *b'* прилегаетъ къ эпидерму; *c*, *c'*—головные сомиты.

Fig. 23. Acanthias vulg. 14 mm. Горизонтальный разрѣзъ (Табл. I, *fig.* 9).

b'—начало надглазн. слиз. канала; *b''*, *b'''*, *b*ⁱᵛ—утолщенія надъ *IX*, X_1, *X*.

Fig. 24—29. Acanthias vulg. 18 mm. Вертикальн. разрѣзы.

Fig. 24—26. Разрѣзы одинъ за другимъ; *sp'*, *sp''*—спинные узлы; *X*, *c*—коммиссура *vagi*.

„ 27. *c*—коммиссура *vagi*.

„ 28. *d*—*ductus endolymphaticus*.

„ 29. *c*—мезодермическая полость, надъ ней *ophth. profundus*; *e*—*r. mandibularis*; *f* — *v. maxillaris*; *V'*—передній корешекъ *trigemini*; *VII* — *gangl. r. buccalis*; *VII''*—*g. geniculi*.

Fig. 30—37. Acanthias vulg. 19 mm. (Табл. I, *fig.* 10).

Разрѣзы не строго перпендикулярны къ продольной оси, такъ что лѣвыми краями они уклоняются назадъ; такъ напр. изображенный на *fig.* 30 справа захватываетъ *glossopharyngeus (IX)*, слѣва же—начало первой вѣтви *vagi* (X_1); на *fig.* 37 справа разрѣзъ проходитъ черезъ задній конецъ боковой линіи, тогда какъ слѣва уже за нимъ. На *fig.* 10, Табл. I, указано положеніе лѣвыхъ краевъ разрѣзовъ.

Таблица VI.

Fig. 1—15. Petromyzon Planeri.

a—жаберное утолщеніе
a'—утолщ. передъ жаберной областью
*a**—головной отдѣлъ боковыхъ органовъ
af—*acusticofacialis*
au—слуховая ямка (пузырь)
b—передняя кишка
b'—спинная ея стѣнка
c—слуховое отверстіе
ch—*chorda dorsalis*
co—хрусталикъ глаза
d, d'—эпидермическія складки
e—*epiphysis*
f—*portio facialis*
gv—*glossopharyngeovagus*
l—начало боковой линіи
m—мезодермъ, мускулы
n, n'—центр. и перифер. нервн. система
o—ротъ
oc—глазъ
olf—обонят. ямка
op—глазной стебель
VIII—*gangl. acusticum*

Fig. 1—3 Embryo 1,5mm. Горизонтально-наклонные разрѣзы. *Fig.* 1 — черезъ передній край жабернаго утолщенія; *fig* 2—черезъ средину его; *fig.* 3—черезъ слуховую ямку.

„ 4 Embryo 1,5mm, но болѣе развитой. Горизонтально-наклонный разрѣзъ черезъ средину слуховаго пузыря.

„ 5—6 Embryo 2mm. Горизонт.-наклонные разрѣзы: чрезъ средину слуховаго пузыря (*fig.* 5) и подъ нимъ чрезъ средину жабернаго утолщенія (*fig.* 6).

„ 7—10 Embryo 3mm. Наклонно-поперечные разрѣзы: *fig.* 7 — чрезъ носовую ямку и глазъ; *fig.* 8—черезъ нижній край носовой ямки; *fig.* 9—черезъ средину слух. пузыря; *fig.* 10 — черезъ задній отдѣлъ жабернаго утолщенія, начало боковой линіи.

„ 11—14 Embryo 4mm. Горизонтальные разрѣзы въ порядкѣ отъ спины.

„ 15 „ „ Разрѣзъ подъ другимъ наклономъ, чѣмъ предыдущіе.

„ 16 Embryo 5mm. Часть горизонт. разрѣза чрезъ носовую ямку.

Fig. 17—21. Perca fluviatilis.

a' зачатокъ головнаго отдѣла боковыхъ органовъ; *a''* утолщеніе гіоидной дуги; *en*—передняя кишка; *ll*—боковая линія; *v*—желтокъ; *V* — *trigeminus; VII—facialis; IX—glossopharyngeus.* Другія обозначенія какъ на *fig.* 1—15.

Fig. 17 Embryo 4,5mm. Косопоперечный разрѣзъ: однимъ краемъ чрезъ слуховой пузырь, другимъ впереди его.

„ 18—21 Embryo значительно болѣе ранняго развитія. Поперечные разрѣзы: *fig.* 18—черезъ заднiй край глазныхъ пузырей; *fig.* 19—въ области *facialis*; *fig.* 20—за слуховымъ пузыремъ; *fig.* 21—въ задней половинѣ зародыша; 96-й разрѣзъ изъ общаго числа 160; заднiй конецъ боковой линiи.

Fig. 22—32. Siredon pisciformis, 10-й день, около 6,5mm.

Горизонтальные разрѣзы въ порядкѣ отъ спины.

a—утолщенный эпидермъ въ области V и VII нервовъ
a'—тоже въ области IX и X нервовъ
ao—дуга аорты
b—верхняя стѣнка передней кишки
c—*ganglion ciliare*
f—*n. facialis*
g—*n. glossopharyngeus*
ga—*g. acusticum*
ll—зачатокъ боковой линiи
m. sp—спинной мозгъ
*n, n**, *n'* — заднiй, среднiй, переднiй мозгъ
n. l.—боковой нервъ
tr—зачатокъ *trigemini*
tr'—*ophthalm. profundus*
v, v'—*vagus*
Другія обозначенія какъ на *fig.* 1—15.

fig. 22—надъ слуховымъ пузыремъ; *fig.* 26—29 жаберное утолщенiе; *fig.* 30—32—чрезъ нижнiй край жаберной области и боковую линiю.

Fig. 33—37. Triton 4mm. Обозначенія какъ на *fig.* 22—32.

Fig. 33 Горизонтальнонаклонный разрѣзъ на уровнѣ хорды.

„ 34—37 Косопоперечные разрѣзы: *fig.* 34—слѣва чрезъ слуховой пузырь, справа позади его; *fig.* 35—позади глаза; *fig.* 36—черезъ глазной стебель; *fig.* 37—въ шейной облести; заднiй край боковаго утолщенія.

Fig. 38—42. Rana temporaria. Обозначенія какъ на *fig.* 22—32.

Fig. 38 Embryo 3,5mm. Горизонтальный разрѣзъ на уровнѣ носовой ямки, глазъ и ушнаго пузыря.

„ 39 Embryo 3,5mm. Поперечный разрѣзъ за ушнымъ пузыремъ.

„ 40 „ 5mm. Горизонт. разрѣзъ, соотв. *fig.*—38.

„ 41 „ 3mm. Часть вертикальнонаклоннаго разрѣза чрезъ носов. ямку и ушной пузырь

„ 42 „ 3mm. Горизонтальный разрѣзъ на уровнѣ хорды.

Таблица VII.

Fig. 1 Raja sp? 14-й д. Поперечный разрѣзъ; положеніе его на *fig*. 23 этой же таблицы.

ep—эктодермъ; *n*—нервный желобъ; *ch*—*chorda dors*.

Fig. 2—3 Raja sp? 15-й д. Задняя и передняя части одного разрѣза (*fig*. 24 этой же табл.).

Fig. 2 Начало образов. зачатка периф. нервн. сист. *ep*—эпидермъ; *n*—мозгъ; *n'*—элементы гангліозной полоски; *в* — спинной шовъ; *b*—клѣтка, представляющая остатокъ связи нервной трубки съ эпидермомъ.

„ 3. *a*—эпидерм. клинъ, вдающійся въ нервн. трубку—*n* при замыканіи; *b*—элементъ нервн. тр. въ дѣленіи.

Fig. 4 Raja sp? 4.5mm (Табл. I, *fig*. 1). Верхняя часть *fig*. 1, Табл. II.

Начало образов. периф. нерв. сист. Обознач. какъ на *fig*. 2.

Fig. 5—7 Raja sp? 5mm (Табл. VII. *fig*. 28). *Fig*. 5 и 6. Спинныя части разрѣзовъ за и впереди *fig*. 39, Табл. IV.

Способъ образов. зачатка *trigemini*; *fig*. 7—изъ разрѣза черезъ конецъ *trigemini* — *n* (*fig*. 28, *VII*, 8). *a*, *ep*, *n'*—какъ на *fig*. 2.

Fig. 8 и 9 Raja sp? 4,5mm (Табл. 1, *fig*. 2). Части одного разрѣза съ обоихъ боковъ—(непосредственно надъ *fig*. 2. Табл. IV).

Конецъ *r. mandibularis*—*n* подъ эпидермомъ *ep*.

Fig. 10 Raja clavata 16-й д. (Табл. VII, *fig*. 29).

Передній корень *trigemini*.

Fig. 11 и 12 Pristiurus melanostomus 4,5mm (Табл. VII, *fig*. 31).

Изъ горизонт. разрѣзовъ (V, 12) черезъ передній корень *trigemini*—*tr'*

Fig. 13 и 14 Тотъ же зародышъ. (Табл. VII, *fig*. 31). Изъ горизонт. разрѣза (VII; 13, 14) черезъ вторую головную полость (*a*); *oph* — *opthalmicus*

prof.; R. m. — *Ramus mandibularis; tr'* переднiй корень *trigemini; ep*— эпидермъ.

Fig. 15 Raja sp? 5mm (Табл. I, *fig* 3).

Черезъ переднюю нервную группу *n'; o*—глазный пузырь.

Fig. 16 и 17 Acanthias vulg. 19mm (Табл. I, *fig.* 10).

Изъ поперечныхъ разрѣзовъ. Нервы (*n*) въ эпителiѣ; *a*—ядра эпит.; *b*—ядра зернист. и темно окрашенныя; *c*—ядра нерва; *d* — ядра соединит. тканныя *fig.* 16—черезъ надглазничный, *fig.* 17—черезъ подглазничный каналъ.

Fig. 18 Acanthias vulg. 23mm. (Табл. I *fig.* 12).

Горизонт. разр. чрезъ корни *vagi* — X. *a* — височный слиз. каналъ; *au*—ушной пузырь; *m*—мускулы.

Fig 19 Такой же зародышъ. Часть попереч. разр. за ушнымъ пузыремъ. IX — *glossopharyngeus;* *l* — зачатокъ боков. органовъ съ наджаберн. вѣтвью; *br*—жаберн. органъ

Fig. 20 Такой же зародышъ. Попер. разрѣзъ чрезъ боковой каналъ вблизи конца его; *ep*—эпидермъ; *ep'* — утолщ. часть его надъ каналомъ; *el*— дно канала; *n*—нервы въ его эпителiѣ.

Fig. 21 и 22 Torpedo ocellata 10mm. Изъ горизонт. разрѣзовъ черезъ начало (*fig.* 21) и конецъ (*fig.* 22) *nervi—culomotorii* (III).

ep—эпидермъ; *g- m. gangl. ciliare; n*—среднiй мозгъ.

Fig. 23 Raja sp? 14-й день.

Fig. 24 Raja sp? 15-й день.

Начало периф. перв. с.—*l. n.* и жабернаго утолщенiя. *m. Sp*—нервная трубка; *ch*—*chorda dors; ne*—нейропоръ; * спинной шовъ.

Fig. 25 Raja clavata 12-й день.

oc—глазъ: *1v, 2v*—висцер. щели; *m*—мезодермъ; *I*—передняя нервная группа; *tr*—группа *trigemini; af*—гр. *facialis; v*—гр. *vagi.*

Fig. 26 Raja sp? 4,5mm.

Обозначенiя какъ на *fig.* 25.

Fig. 27 Raja sp? 20-й день.

Обозначенiя какъ на *fig.* 25.

Fig. 28 Raja sp? 16-й день, 5mm.

Обозначенiя какъ на *fig.* 25.

Fig. 29 Raja clavata 16-й день.

au — ушной пузырь; *tr'* переднiй корень *trigemini.* Другiя обозначенiя какъ на *fig.* 25.

Fig. 30 Raja sp? 21-й день.

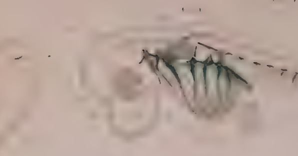
Fig. 31—34 Pristiurus melanostomus.

Fig. 31—4,5mm; *fig.* 32—5mm; *fig.* 33—8mm; *fig.* 34 — 11,5mm. Обозначенiя какъ на другихъ фигурахъ и въ текстѣ.

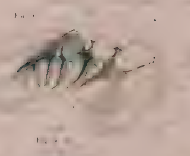
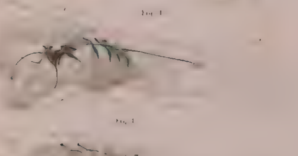
Fig. 35 Perca fluviatilis.

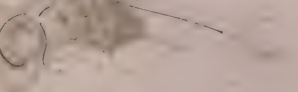
Зародышъ, снятый съ желтка.







П. Митрофановъ. Изслѣд. надъ разв. позв. животн.











Fig 1

Fig 3

Fig 26

Fig 20.

Fig 32